ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 83

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1998

## ОТ РЕДАКЦИИ

# ОБ АККРЕДИТОВАННОМ СТАТУСЕ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

T. V. EGOROVA. ON THE ACCREDITED STATUS OF BOTANICAL JOURNAL (ST. PETERSBURG)

Международная ассоциация по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy, IAPT) от имени ее Генерального секретаря W. Greuter в связи с предстоящей регистрацией новых названий растений (включая грибы) предоставила Ботаническому журналу аккредитованный статус (the accredited status). Тем самым Ботанический журнал вошел в конвенцию аккредитованных журналов (Journal accreditation convention), что свидетельствует о его достаточно высоком рейтинге. Для того чтобы о новом статусе Ботанического журнала было известно его авторам и читателям, на обратной стороне обложки журнала начиная с этого номера будет печататься предложенный IAPT текст на английском и русском языках: **«Accredited with the International Association for Plant Taxonomy for the purpose of registration of all new plant names» — «Аккредитован Международной ассоциацией по таксономии растений в целях регистрации всех новых названий растений»**. Новые названия растений — это названия новых для науки таксонов, новые комбинации и заменяющие названия (nomina nova). О значении предоставления Ботаническому журналу аккредитованного статуса будет сказано ниже.

Регистрация новых названий растений должна стать в недалеком будущем дополнительным условием их действительного обнародования. Положение о регистрации было рассмотрено на Номенклатурной секции XV Международного Ботанического конгресса (МБК), состоявшегося в 1993 г. в Токио, и вошло в статьи 32.1, 32.2 и 45.2 ныне действующего International code of botanical nomenclature (Tokyo code) (1994) (Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), СПб., 1996, пер. с англ.). Это положение состоит в том, что начиная с 1 января 2000 г. новые названия таксонов должны быть зарегистрированы, и только тогда они будут считаться действительно обнародованными. Регистрация новых названий будет производиться специальными регистрационными службами, указанными IAPT, при получении ими соответствующего печатного материала.

Окончательное решение о регистрации должен принять XVI МБК в 1999 г. в г. Сент-Луисе. Но уже сейчас членами Международной ассоциации по таксономии растений (W. Greuter, E. von Raab-Straube и др.) ведется большая подготовительная работа для обеспечения в будущем процесса регистрации названий. По инициативе IAPT во всех странах мира создаются национальные службы регистрации (national Registration Offices — RO), что даст возможность ботаникам регистрировать новые названия растений в их собственной стране. В России W. Greuter предложил организовать такую службу в Санкт-Петербурге, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН). Это предложение было рассмотрено и принято ученым советом БИН 27 апреля 1998 г.

При вступлении в силу положения о регистрации российские авторы новых названий таксонов должны будут посылать свои публикации в БИН, в Национальную службу регистрации новых названий растений, где эти названия будут регистрироваться. Посылать публикации нужно будет незамедлительно после их выхода в свет, так как дата регистрации будет иметь важное значение для действительного обнародования названия. Процедура регистрации значительно упрощается, если новые названия будут обнародоваться в аккредитованных журналах, в частности в Ботаническом журнале. В этом случае все новые названия будут зарегистрированы Национальной службой регистрации без участия их авторов, в чем и состоит основное значение предоставления журналу аккредитованного статуса. Для того чтобы новые названия были легко выявлены сотрудниками службы регистрации, в конце каждого номера Ботанического журнала будет помещаться Указатель новых названий растений.

В заключение следует указать, что кроме Ботанического журнала из российских периодических изданий аккредитованный статус получили Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол., Новости систематики высших растений и Новости систематики низших растений.

*© Т. В. Егорова*

Член Международного Номенклатурного
комитета по семенным растениям,
председатель Номенклатурной секции РБО

УДК 581.9(47) + 582 : 001.4

© Л. И. Малышев, К. С. Байков, В. М. Доронькин

# ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ФЛОРЫ СИБИРИ НА УРОВНЕ СЕМЕЙСТВ

L. I. MALYSHEV, K. S. BAIKOV, V. M. DORONKIN. TAXONOMIC SPECTRA OF THE FAMILIES OF THE SIBERIAN FLORA

Выполненное исследование имеет в основном методическую направленность. По данным сводки «Флора Сибири» (1987—1997) изучена семейственно-видовая и семейственно-родовая структура 28 рабочих флористических районов Сибири. Для выявления филогенетических связей использован кластерный анализ со связыванием по методу Уорда (Ward) наряду с невзвешенным парно-групповым связыванием (UPGA). Более корректными оказались дендрограммы на основе весовых исходных данных (в ‰) для определения евклидовых расстояний по сравнению с ранжированными данными на основе коэффициента ранговой корреляции *гамма*. Выявлена филогенетическая информативность диаграмм, полученных из регрессионного анализа среднего содержания видов (и подвидов) или родов в семействах. Дендрограммы таксономической структуры флоры могут быть полезными для моделирования флористического районирования по иерархической схеме. При этом семейственно-родовая структура флоры отражает предположительно более глубинные, или древние, направления (тренды) в эволюции флоры по сравнению с семейственно-видовыми или тем более родово-видовыми спектрами. Понижение репрезентативности спектров при учете только более богатых (ведущих) таксонов во флоре все же не исключает использования таких спектров для получения предварительных заключений.

Углубленное изучение таксономической структуры флоры в форме родово-видовых, семейственно-видовых и семейственно-родовых спектров может быть полезным для разработки иерархической схемы флористического районирования Сибири на основе объективных количественных критериев наряду с учетом видового и подвидового состава флоры. Оно может иметь региональный интерес, но также и общее значение, связанное с поиском корректных и более информативных количественных методов анализа в сравнительной флористике. В то же время уместно вспомнить высказывание А. Л. Тахтаджяна (1978 : 23) о том, что для флористического районирования большое значение имеет статистический анализ флоры, для которого все чаще используются различные методы математической обработки, но при этом значение количественных методов нередко сильно переоценивается.

Задачей данной статьи является анализ семейственно-видовой и семейственно-родовой структуры флоры. Кроме того, особо были изучены закономерности пространственного разнообразия 10 семейств сосудистых растений, наиболее богатых видами и подвидами во флоре Сибири. Эти результаты из-за обширности материала опубликованы отдельно (Байков и др., 1998), но они учтены при обсуждении спектров в данной работе.

На пропорции между числом видов или родов и числом семейств во флоре как на характерный признак обратил внимание еще A. de Candolle (1855 : 1297). После него А. И. Толмачев (1970) вычислил процентное содержание видов в 10 наиболее богатых семействах для разных флор земного шара. Он пришел к выводу, что в северных флорах главные семейства включают относительно большее число видов (в %), чем в более богатых, южнее расположенных флорах. Вслед за ним многие ботаники приводили для своих флор спектры из 10 главных семейств по содержанию видов (иногда из 7, 15 или 20). В. М. Шмидт и некоторые другие исследователи

пошли дальше и использовали таксономические спектры (семейственно-видовые, иногда родово-видовые и очень редко семейственно-родовые) для моделирования флористического районирования посредством корреляционных плеяд и дендритов на основе коэффициентов ранговой корреляции (Малышев, 1972а,б, 1976; Заки, Шмидт, 1972, 1973а,б; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1974, 1975, 1980, 1984; Мартыненко, Шмидт, 1981).

Б. И. Семкин (1987) показал возможность использования кластерного анализа для построения дендрограмм наряду с корреляционными плеядами и дендритами или взамен их. По его примеру А. И. Пяк и А. А. Зверев (1997) построили дендрограммы на основе коэффициентов ранговой корреляции в семейственно-видовых спектрах для 10 локальных флор юго-востока Томской обл. Оказалось, что дендрограммы значительно различались для спектров из 10, 12, 15 и 20 семейств, а также в зависимости от подбора семейств, ведущих в общем списке (для региона в целом) или же ведущих только в сравниваемых парах.

## Материал и методы

Таксономическая структура выявлена в отдельности для 28 рабочих флористических районов Сибири. Данные получены из сводки «Флора Сибири» (т. 1—13, 1987—1997). Учтены 4302 вида и подвида, 826 родов и 136 семейств сосудистых растений.

Принятые границы районов — физико-географические или совпадающие в ряде случаев с административными выделами.

**Условные обозначения районов.**

Западная Сибирь: *ЯМ* — Ямало-Ненецкий, *ХМ* — Ханты-Мансийский, *ТБ* — Тобольский, *КУ* — Курганский, *ОМ* — Омский, *ТО* — Томский, *НО* — Новосибирский, *КЕ* — Кемеровский, *БА* — Барнаульский, *ГО* — Горноалтайский.

Средняя Сибирь: *ТА* — Таймырский, *ПУ* — Путоранский, *ТН* — Тунгусский, *ХА* — Хакасский, *ВЕ* — Верхнеенисейский, *ТУ* — Тувинский.

Восточная Сибирь: *АН* — Ангарский, *ПР* — Приленско-Катангский (в Иркутской обл.), *СЕ* — Северобурятский, *ЮЖ* — Южнобурятский, *КА* — Каларский, *ШИ* — Шилкинско-Аргуньский, *АР* — Арктический, *ОЛ* — Оленекский, *ВИ* — Вилюйско-Верхнеленский (в Якутии), *АЛ* — Алданский, *ЯН* — Яно-Индигирский, *КО* — Колымский.

Информация по каждому району приведена в табл. 1—3.

Таксономические спектры на уровне семейств, или семейственные спектры, содержат или ранги семейств по богатству подчиненными таксонами (соответственно видами или подвидами или родами) в отдельных районах, либо же они включают относительные (весовые) значения семейств в промилле (‰) от общего числа видов (и подвидов) или родов в том или ином районе. Как было отмечено при изучении родово-видовых спектров, относительные весовые значения (в ‰) являются более информативными, нежели альтернативные им ранговые показатели. При анализе спектров со значениями в промилле для измерения различия применены евклидовы расстояния. Для измерения ранговой корреляции использован, как более корректный, коэффициент *гамма*, предложенный Гудман и Крускал. Он в основном аналогичен коэффициенту Кендэла и меньше совпадает с коэффициентом Спирмена (Norušis, 1993 : 201—226). Примечательно также, что при сравнении спектров равного размера коэффициент линейной корреляции Бравэ—Пирсона совпадает по значениям с коэффициентом ранговой корреляции Спирмена (Шмидт, 1987 и др.).

Для построения дендрограмм путем кластерного анализа использована компьютерная программа Statistica. При этом корректными для таксономических спектров оказались дендрограммы по методу невзвешенной парно-групповой средней связи (UPGA) или же путем связывания по методу Уорда (J. Ward). Из них нами принят метод Уорда (Ольдендорфер, Блэшфильд, 1989). Альтернативный ему метод невзвешенной парно-групповой средней связи является популярным в исследованиях по таксономии растений и отличается от метода взвешенной парно-групповой усредненной связи (WPGA). Однако «невзвешенное» и «взвешенное» связывания исследователи понимают по-разному (Abbott et al., 1985:157). Возможно, методы «невзвешен-

ТАБЛИЦА 1

Число видов (и подвидов) в каждом из 21 семейства, представленного на территории Сибири более 40 видами и подвидами, для 28 рабочих районов

| Семейства | Западная Сибирь | | | | | | | | | | Средняя Сибирь | | | | | | Восточная Сибирь | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *ЯМ* | *ХМ* | *ТБ* | *КУ* | *ОМ* | *ТО* | *НО* | *КЕ* | *БА* | *ГО* | *ТА* | *ПУ* | *ТН* | *ХА* | *ВЕ* | *ТУ* | *АН* | *ПР* | *СЕ* | *ЮЖ* | *КА* | *ШИ* | *АР* | *ОЛ* | *ВИ* | *АЛ* | *ЯН* | *КО* |
| *Apiaceae* | 13 | 18 | 23 | 33 | 28 | 26 | 39 | 37 | 48 | 47 | 6 | 8 | 12 | 41 | 48 | 36 | 44 | 28 | 36 | 47 | 20 | 37 | 9 | 9 | 23 | 25 | 11 | 7 |
| *Asteraceae* | 66 | 71 | 132 | 124 | 130 | 106 | 141 | 137 | 204 | 256 | 51 | 68 | 71 | 179 | 200 | 234 | 198 | 123 | 142 | 197 | 78 | 167 | 64 | 50 | 104 | 75 | 70 | 48 |
| *Boraginaceae* | 5 | 2 | 22 | 17 | 20 | 19 | 21 | 22 | 41 | 39 | 5 | 12 | 13 | 30 | 35 | 39 | 31 | 20 | 20 | 29 | 10 | 22 | 6 | 1 | 14 | 15 | 8 | 6 |
| *Brassicaceae* | 31 | 19 | 48 | 55 | 54 | 45 | 52 | 46 | 83 | 98 | 53 | 61 | 31 | 63 | 72 | 89 | 84 | 45 | 71 | 90 | 40 | 61 | 56 | 21 | 45 | 47 | 37 | 27 |
| *Caryophyll-aceae* | 27 | 16 | 43 | 48 | 33 | 41 | 43 | 33 | 60 | 65 | 26 | 33 | 16 | 50 | 62 | 61 | 58 | 42 | 44 | 57 | 28 | 44 | 39 | 10 | 31 | 28 | 23 | 15 |
| *Chenopodi-aceae* | 3 | 5 | 22 | 41 | 37 | 14 | 51 | 23 | 62 | 46 | 5 | 6 | 7 | 33 | 27 | 55 | 29 | 13 | 17 | 30 | 3 | 31 | 4 | 2 | 22 | 8 | 7 | 4 |
| *Cyperaceae* | 67 | 64 | 61 | 49 | 68 | 64 | 75 | 76 | 93 | 117 | 35 | 82 | 72 | 112 | 126 | 121 | 139 | 118 | 146 | 149 | 101 | 114 | 68 | 60 | 113 | 106 | 83 | 74 |
| *Fabaceae* | 20 | 23 | 47 | 57 | 48 | 48 | 63 | 52 | 93 | 139 | 21 | 36 | 27 | 106 | 101 | 136 | 105 | 57 | 75 | 112 | 33 | 88 | 34 | 17 | 43 | 35 | 26 | 15 |
| *Gentianaceae* | 2 | 1 | 4 | 3 | 4 | 7 | 8 | 9 | 15 | 29 | 5 | 7 | 7 | 22 | 22 | 28 | 24 | 18 | 21 | 25 | 8 | 19 | 6 | 5 | 12 | 13 | 9 | 6 |
| *Juncaceae* | 21 | 13 | 13 | 9 | 8 | 10 | 12 | 10 | 17 | 25 | 12 | 20 | 16 | 18 | 23 | 29 | 25 | 21 | 25 | 27 | 15 | 23 | 13 | 7 | 18 | 22 | 10 | 12 |
| *Lamiaceae* | 6 | 8 | 29 | 26 | 27 | 30 | 31 | 37 | 47 | 56 | 4 | 10 | 15 | 46 | 53 | 60 | 41 | 26 | 33 | 46 | 9 | 37 | 7 | 9 | 34 | 16 | 11 | 4 |
| *Liliaceae* | 7 | 6 | 14 | 10 | 15 | 17 | 24 | 24 | 48 | 53 | 6 | 9 | 11 | 37 | 40 | 44 | 34 | 28 | 32 | 44 | 19 | 46 | 8 | 8 | 24 | 19 | 10 | 8 |
| *Orchidaceae* | 7 | 11 | 30 | 23 | 29 | 28 | 26 | 24 | 20 | 27 | 1 | 6 | 16 | 22 | 29 | 20 | 26 | 16 | 24 | 26 | 7 | 22 | 2 | 4 | 16 | 13 | 5 | 6 |
| *Poaceae* | 56 | 46 | 94 | 88 | 99 | 76 | 96 | 108 | 131 | 178 | 66 | 82 | 60 | 153 | 179 | 193 | 171 | 117 | 152 | 193 | 66 | 140 | 80 | 47 | 105 | 86 | 73 | 53 |
| *Polygonaceae* | 19 | 27 | 34 | 27 | 34 | 26 | 27 | 28 | 35 | 31 | 12 | 28 | 22 | 32 | 46 | 35 | 46 | 29 | 44 | 47 | 19 | 43 | 15 | 11 | 29 | 27 | 22 | 9 |
| *Ranuncul-aceae* | 41 | 34 | 45 | 45 | 41 | 58 | 58 | 65 | 76 | 94 | 34 | 49 | 48 | 79 | 87 | 101 | 83 | 72 | 89 | 101 | 51 | 84 | 42 | 30 | 70 | 66 | 38 | 36 |
| *Rosaceae* | 30 | 34 | 54 | 42 | 44 | 59 | 48 | 65 | 66 | 120 | 19 | 36 | 41 | 75 | 91 | 97 | 81 | 54 | 79 | 94 | 48 | 81 | 36 | 22 | 57 | 57 | 45 | 25 |
| *Salicaceae* | 26 | 27 | 17 | 20 | 17 | 17 | 16 | 27 | 24 | 37 | 17 | 30 | 26 | 35 | 42 | 40 | 45 | 39 | 51 | 47 | 44 | 35 | 33 | 31 | 34 | 44 | 40 | 27 |
| *Saxifragaceae* | 15 | 11 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 7 | 19 | 19 | 15 | 10 | 12 | 14 | 18 | 22 | 19 | 24 | 20 | 20 | 18 | 23 | 12 | 7 | 23 | 25 | 17 |
| *Scrophulari-aceae* | 22 | 13 | 35 | 30 | 33 | 32 | 32 | 41 | 45 | 68 | 23 | 27 | 22 | 50 | 56 | 63 | 53 | 24 | 49 | 57 | 22 | 49 | 22 | 15 | 24 | 23 | 24 | 17 |
| *Violaceae* | 2 | 1 | 8 | 6 | 5 | 8 | 11 | 9 | 10 | 20 | 3 | 4 | 5 | 12 | 19 | 10 | 23 | 15 | 14 | 17 | 5 | 14 | 2 | 2 | 11 | 13 | 2 | 0 |

ТАБЛИЦА 2

Число родов в 30 семействах, представленных на территории Сибири более чем 3 родами, для 28 рабочих районов

| Семейства | *ЯМ* | *ХМ* | *ТБ* | *КУ* | *ОМ* | *ТО* | *НО* | *КЕ* | *БА* | *ГО* | *ТА* | *ПУ* | *ТН* | *ХА* | *ВЕ* | *ТУ* | *АН* | *ПР* | *СЕ* | *ЮЖ* | *КА* | *ШИ* | *АР* | *ОЛ* | *ВИ* | *АЛ* | *ЯН* | *КО* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Apiaceae* | 10 | 15 | 20 | 28 | 23 | 22 | 28 | 28 | 33 | 31 | 6 | 7 | 10 | 26 | 31 | 24 | 27 | 20 | 21 | 28 | 17 | 24 | 8 | 8 | 18 | 16 | 9 | 6 |
| *Asteraceae* | 26 | 30 | 48 | 52 | 50 | 43 | 54 | 48 | 61 | 63 | 17 | 22 | 37 | 56 | 58 | 59 | 58 | 43 | 44 | 55 | 32 | 50 | 18 | 15 | 35 | 26 | 20 | 16 |
| *Boraginaceae* | 3 | 2 | 15 | 13 | 14 | 13 | 13 | 13 | 19 | 16 | 2 | 6 | 7 | 15 | 18 | 16 | 16 | 10 | 10 | 16 | 5 | 13 | 3 | 1 | 8 | 8 | 2 | 4 |
| *Brassicaceae* | 13 | 13 | 28 | 30 | 31 | 26 | 28 | 28 | 42 | 47 | 21 | 30 | 17 | 34 | 36 | 42 | 39 | 27 | 34 | 41 | 20 | 33 | 22 | 15 | 30 | 30 | 22 | 18 |
| *Caprifoliaceae* | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 0 | 2 | 3 | 4 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| *Caryophyllaceae* | 10 | 11 | 21 | 22 | 17 | 22 | 20 | 18 | 23 | 20 | 10 | 15 | 11 | 20 | 26 | 17 | 23 | 18 | 17 | 20 | 13 | 16 | 14 | 7 | 13 | 13 | 9 | 9 |
| *Chenopodiaceae* | 1 | 2 | 8 | 14 | 13 | 5 | 15 | 9 | 18 | 15 | 1 | 3 | 2 | 11 | 9 | 18 | 10 | 6 | 7 | 10 | 1 | 9 | 3 | 1 | 8 | 2 | 2 | 2 |
| *Crassulaceae* | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 4 | 3 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 1 | 0 | 2 | 3 | 3 | 3 |
| *Cyperaceae* | 5 | 7 | 5 | 5 | 9 | 9 | 9 | 8 | 10 | 8 | 4 | 5 | 4 | 9 | 10 | 9 | 9 | 10 | 10 | 11 | 8 | 10 | 4 | 5 | 9 | 7 | 5 | 5 |
| *Dipsacaceae* | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 2 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| *Ericaceae* | 11 | 9 | 6 | 6 | 5 | 5 | 6 | 7 | 5 | 7 | 7 | 9 | 7 | 6 | 10 | 7 | 9 | 10 | 10 | 9 | 11 | 6 | 8 | 8 | 10 | 11 | 10 | 8 |
| *Fabaceae* | 6 | 7 | 14 | 17 | 12 | 12 | 15 | 13 | 18 | 14 | 5 | 8 | 8 | 14 | 16 | 16 | 14 | 11 | 11 | 16 | 7 | 17 | 8 | 5 | 12 | 11 | 5 | 5 |
| *Gentianaceae* | 2 | 1 | 3 | 2 | 3 | 4 | 5 | 5 | 8 | 10 | 5 | 7 | 5 | 10 | 10 | 10 | 10 | 9 | 9 | 10 | 5 | 8 | 5 | 5 | 6 | 8 | 6 | 6 |
| *Hydrocharitaceae* | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Iridaceae* | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Lamiaceae* | 4 | 7 | 18 | 17 | 16 | 18 | 19 | 19 | 23 | 22 | 2 | 3 | 10 | 20 | 21 | 22 | 19 | 13 | 13 | 18 | 5 | 16 | 2 | 1 | 16 | 8 | 5 | 3 |
| *Liliaceae* | 5 | 4 | 7 | 5 | 7 | 11 | 12 | 13 | 14 | 14 | 5 | 7 | 8 | 14 | 14 | 14 | 16 | 12 | 12 | 14 | 9 | 14 | 5 | 6 | 12 | 11 | 7 | 6 |
| *Malvaceae* | 0 | 0 | 3 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *Onagraceae* | 2 | 2 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 |
| *Orchidaceae* | 5 | 9 | 19 | 15 | 19 | 19 | 16 | 16 | 15 | 17 | 1 | 6 | 12 | 16 | 19 | 15 | 20 | 15 | 20 | 19 | 7 | 17 | 2 | 4 | 13 | 12 | 5 | 5 |
| *Pinaceae* | 4 | 4 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 2 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 |
| *Poaceae* | 19 | 19 | 39 | 36 | 41 | 34 | 39 | 39 | 43 | 44 | 22 | 26 | 24 | 44 | 47 | 45 | 51 | 37 | 40 | 45 | 24 | 45 | 21 | 20 | 40 | 31 | 28 | 18 |
| *Polygonaceae* | 8 | 7 | 7 | 6 | 9 | 8 | 7 | 9 | 9 | 13 | 6 | 11 | 8 | 12 | 13 | 12 | 13 | 10 | 10 | 12 | 10 | 13 | 5 | 5 | 9 | 10 | 9 | 3 |
| *Primulaceae* | 2 | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 6 | 4 | 3 | 7 | 7 | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 2 | 6 | 4 | 5 | 7 | 6 | 3 | 2 |
| *Pyrolaceae* | 2 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 2 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 4 | 3 | 2 | 2 |
| *Ranunculaceae* | 10 | 13 | 18 | 17 | 17 | 19 | 19 | 21 | 22 | 23 | 9 | 14 | 16 | 25 | 25 | 25 | 24 | 20 | 22 | 27 | 17 | 23 | 14 | 13 | 19 | 18 | 14 | 13 |
| *Rosaceae* | 14 | 15 | 16 | 16 | 15 | 17 | 16 | 19 | 21 | 23 | 7 | 13 | 17 | 21 | 22 | 22 | 22 | 19 | 21 | 25 | 19 | 23 | 11 | 11 | 19 | 19 | 15 | 10 |
| *Saxifragaceae* | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 4 | 3 | 2 |
| *Scrophulariaceae* | 6 | 9 | 12 | 10 | 12 | 12 | 12 | 12 | 15 | 11 | 5 | 7 | 7 | 12 | 12 | 10 | 14 | 10 | 11 | 13 | 6 | 14 | 4 | 5 | 8 | 7 | 6 | 7 |
| *Solanaceae* | 0 | 2 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 4 | 4 | 0 | 1 | 1 | 3 | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |

ТАБЛИЦА 3

Суммарные данные о флоре районов Сибири

| Район | Показатели | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* |
| ЯМ | 67 | 223 | 623 | 9.30 | 3.33 | 62.31 |
| ХМ | 77 | 266 | 599 | 7.78 | 3.45 | 60.60 |
| ТБ | 96 | 430 | 1026 | 10.69 | 4.48 | 57.79 |
| КУ | 88 | 418 | 963 | 10.94 | 4.75 | 60.43 |
| ОМ | 89 | 425 | 998 | 11.21 | 4.78 | 58.91 |
| ТО | 100 | 428 | 980 | 9.80 | 4.28 | 57.04 |
| НО | 106 | 468 | 1143 | 10.78 | 4.42 | 58.26 |
| КЕ | 100 | 461 | 1159 | 11.59 | 4.61 | 57.29 |
| БА | 113 | 556 | 1567 | 13.87 | 4.92 | 58.45 |
| ГО | 115 | 550 | 1966 | 17.10 | 4.78 | 60.57 |
| ТА | 62 | 190 | 522 | 8.42 | 3.06 | 66.60 |
| ПУ | 75 | 274 | 800 | 10.67 | 3.65 | 63.20 |
| ТН | 83 | 305 | 730 | 8.80 | 3.67 | 57.53 |
| ХА | 106 | 497 | 1517 | 14.31 | 4.69 | 60.18 |
| ВЕ | 113 | 555 | 1761 | 15.58 | 4.91 | 58.31 |
| ТУ | 109 | 520 | 1864 | 17.10 | 4.77 | 61.96 |
| АН | 112 | 546 | 1744 | 15.57 | 4.88 | 58.40 |
| ПР | 98 | 423 | 1214 | 12.39 | 4.32 | 57.33 |
| СЕ | 107 | 458 | 1508 | 14.09 | 4.28 | 59.54 |
| ЮЖ | 115 | 549 | 1829 | 15.90 | 4.77 | 59.97 |
| КА | 78 | 307 | 819 | 10.50 | 3.94 | 62.39 |
| ШИ | 115 | 501 | 1521 | 13.23 | 4.36 | 57.26 |
| АР | 66 | 217 | 683 | 10.35 | 3.29 | 69.64 |
| ОЛ | 63 | 198 | 478 | 7.59 | 3.14 | 63.73 |
| ВИ | 90 | 396 | 1093 | 12.14 | 4.40 | 58.24 |
| АЛ | 88 | 357 | 1002 | 11.39 | 4.06 | 57.04 |
| ЯН | 70 | 251 | 720 | 10.29 | 3.59 | 64.02 |
| КО | 65 | 208 | 536 | 8.25 | 3.20 | 63.24 |

Примечание. *1* — число семейств, *2* — число родов, *3* — число видов и подвидов, *4* — среднее число видов в семействах, *5* — среднее число родов в семействах, *6* — видовое богатство 10 главных для района семейств в % от суммы всех видов флоры района.

ного парно-группового связывания» (Sneath, Sokal, 1973) и «взвешенного среднего арифметического связывания» (Семкин, 1987; Пяк, Зверев, 1997) тождественны.

При оформлении дендрограмм нами принято древовидное ветвление (под острыми углами) как альтернативное прямоугольному. Первое из них более наглядно для восприятия иерархии районирования, зато второе хорошо ориентировано на шкалу расстояний.

## Результаты и их обсуждение

### *Семейственно-видовые спектры*

На составленной по методу Уорда дендрограмме для полного семейственно-видового спектра (для 136 семейств) с весовыми оценками числа видов и подвидов (в ‰) флора Сибири разделяется на 2 хорошо обособленных кластера равного размера (рис. 1). Один из них включает более теплые по климату (термофитные) районы, приуроченные к подзонам южной тайги, лесостепной и степной. Другой кластер

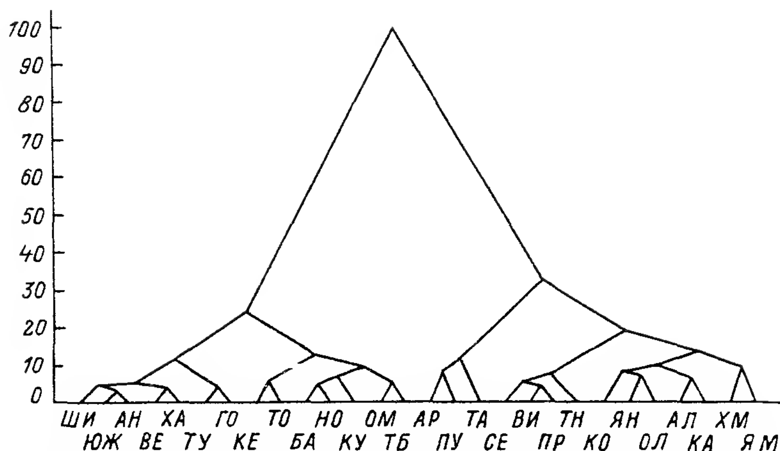



Рис. 1. Дендрограмма видового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

По горизонтальной оси на рис. 1—9 — районы.

объединяет более холодные по климату (криофитные) районы, приуроченные в основном к арктической, субарктической подзонам, а также к северной и средней тайге. Термофитные районы подразделяются на 2 подкластера тоже равного размера, соответствующие районам южной полосы Западной Сибири (*ТБ, КУ, ОМ, ТО, НО, КЕ, БА*) и районам южной полосы Средней и Восточной Сибири, включая Горноалтайский (*ГО, ХА, ВЕ, ТУ, АН, ЮЖ, ШИ*).

Таксономическая близость отдельных районов выявляется в системе дальнейшего ветвления. В Западной Сибири сочетаются районы *ТБ* и *ОМ, НО* и *БА*, также *КУ, ТО* и *КЕ*, занимающие обособленное положение. В Средней и Восточной Сибири сочетаются районы: *ГО* и *ТУ*, занимающие вместе обособленное положение; *ХА* и *ВЕ*; *АН* и *ЮЖ*, также *ШИ*.

Среди криофитных территорий прежде всего отделяются в особый подкластер арктические районы: Таймырский (*ТА*), затем Арктический Якутии (*АР*) и Путоранский (*ПУ*), но без Ямало-Ненецкого (*ЯМ*). На более низком уровне отделяются подкластер районов Среднесибирского плоскогорья и северного Прибайкалья (*ПР, СЕ, ВИ*, также *ТН*) и подкластер районов северного Забайкалья, северной и восточной Якутии (*КА, ОЛ, АЛ, ЯН, КО*), а также, но более обособленно северотаежные и

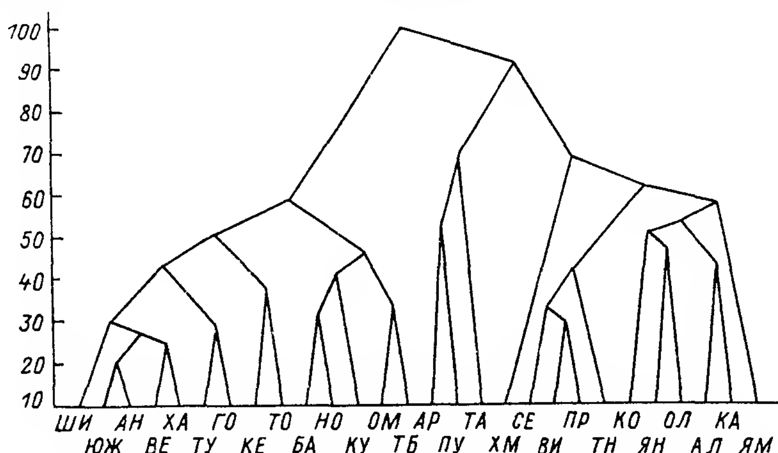



Рис. 2. Дендрограмма видового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Невзвешенное парно-групповое усредненное связывание евклидовых расстояний.

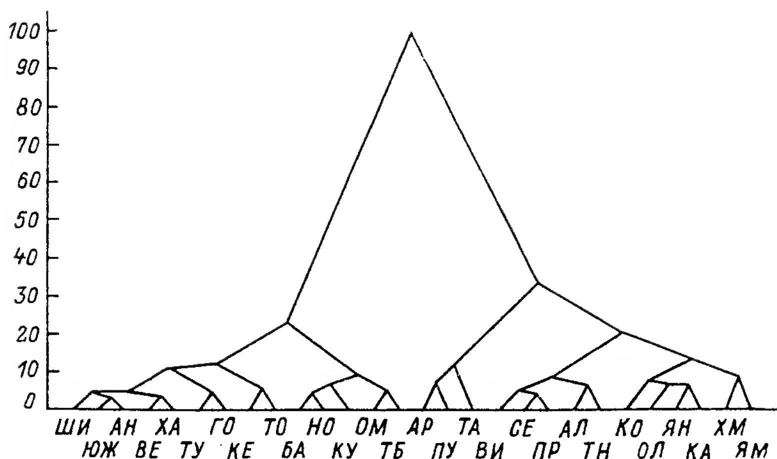



Рис. 3. Дендрограмма видового богатства в промилле 21 главного семейства Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

арктические районы Западной Сибири — Ямало-Ненецкий и Ханты-Мансийский (*ЯМ, ХМ*).

Дендрограмма в целом соответствует общему представлению о закономерностях пространственного разнообразия флор в Сибири. Она может быть полезной в качестве модели при разработке иерархической схемы флористического районирования на основе объективных критериев наряду с использованием родово-видовых и семейственно-родовых спектров и с учетом состава непосредственно видов и подвидов.

Конфигурации диаграмм, полученных связыванием по методу Уорда (рис. 1) и невзвешенным парно-групповым связыванием (рис. 2), оказались сходными, кроме двух случаев. Именно на второй диаграмме сопряженная пара из Томского и Кемеровского районов (*ТО, КЕ*) переместилась из подкластера южных районов Западной Сибири к подкластеру южных районов Средней и Восточной Сибири. Примечательно, что оба района в отличие от других южных районов Западной Сибири являются преимущественно таежными, а не степными или лесостепными. Другой случай касается перемещения Ханты-Мансийского района (*ХМ*) от соседства с Ямало-Ненецким районом (*ЯМ*) на особое место (как особый подкластер) между арктическими районами и остальными северными районами Средней и Восточной Сибири. Возможно, это связано с тем, что Ханты-Мансийский район в основном северотаежный, но включает также часть Уральских гор с арктоальпийской флорой.

Интересны головные части спектров, состоящие только из ведущих семейств, более богатых видами и подвидами. В Сибири в целом 21 ведущее семейство содержит каждое более 40 видов и подвидов. Вместе они включают в себя 3498 из 4302 видов и подвидов, или 813 ‰ всей флоры. Дендрограмма по весовым характеристикам этих семейств со связыванием по методу Уорда (рис. 3) оказалась весьма сходной с полученной для всех 136 семейств (рис. 1). В отличие от этого в Западной Сибири южнотаежные районы Томский (*ТО*) и Кемеровский (*КЕ*) отделились от лесостепных районов и переместились к южным среднесибирским и восточно-сибирским районам. В Восточной Сибири Алданский район (*АЛ*) из соседства с Каларским (*КА*) оказался перемещенным к Тунгусскому (*ТН*). Это небольшое различие дендрограмм вызвано уменьшением репрезентативности спектров при неполном наборе семейств.

Составление неполных таксономических спектров менее трудоемко, но при этом снижается репрезентативность списков. Поэтому спектры из ведущих таксонов лишь приближенно отражают общие закономерности. В то же время они удобны для зрительных сопоставлений даже без углубленного статистического анализа.

Дендрограмма для 21 ведущего семейства с ранговыми данными, использованными для получения коэффициентов корреляции *гамма* (рис. 4), по основной конфигура-

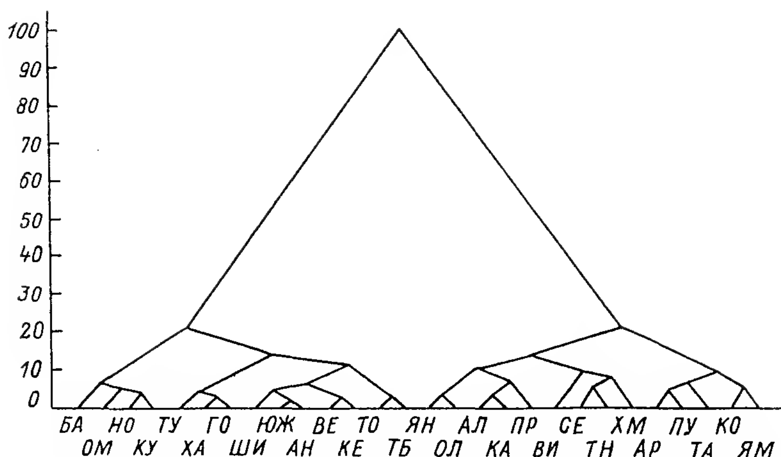



Рис. 4. Дендрограмма ранжированного видового богатства 21 главного семейства Сибири. Связывание коэффициентов корреляции *гамма* по методу Уорда.

ции более или менее сходна с дендрограммами для семейственно-видовых спектров с весовыми данными (см. выше), В ней выделены в особый кластер южные районы Западной Сибири, кроме Кемеровского (*КЕ*). Остальные районы делятся на подкластер южной и средней полосы Западной и Восточной Сибири (с включением Кемеровского района) и на подкластер северных и северо-восточных районов. При этом арктические районы оказались менее обособленными, чем при использовании весовых характеристик.

Можно заключить, что неполные ранжированные спектры полезны в сравнительной флористике для получения лишь ориентировочных заключений, поскольку ранговая корреляция уменьшает информативность данных для анализа по сравнению с весовыми характеристиками (в долях единицы, процентах или промилле). В итоге дендрограммы на основе ранговой корреляции менее пригодны для моделирования флористического разнообразия, чем построенные по весовым данным. Предварительный перевод исходных данных о числе видов в проценты, но с последующим ранжированием (Заки, Шмидт, 1972, 1973а,б, и др.) не увеличивает их информативность, так как ранги в обоих случаях останутся прежними.

### *Семейственно-родовые спектры*

Семейственно-родовая структура флоры в отличие от семейственно-видовой и родово-видовой не связана с учетом видов (и подвидов), являющихся основой таксономической классификации. Вероятно, поэтому исследователи уделяли меньшее внимание изучению семейственно-родовых спектров. Тем не менее наряду с семейственно-видовыми спектрами были получены и истолкованы 10-членные семейственно-родовые спектры для 10 Курильских о-вов (Шмидт, 1974), 10 флор южного Средиземноморья (Шмидт, 1980 : 73—117) и 12 бореальных конкретных флор на северо-востоке Европейской России (Мартыненко, Шмидт, 1981). Полученные данные оказались интересными для сопоставления с результатами анализа семейственно-видовых спектров и коэффициентов сходства по спискам видового состава.

В дендрограмме полного семейственно-родового спектра, в которой содержание родов для 136 семейств оценено в промилле (рис. 5), более обособленными оказались горные северо-восточные (*ОЛ, ЯН, АЛ, КО*) и арктические (*ТА, ПУ, АР*) районы. Вслед за ними обособились гипоарктические в основном районы (*ТН, ХМ, ЯМ, КА*). Остальные районы разделились на преимущественно лесостепные Южной Сибири (*ТБ, КУ, ОМ, НО, БА*) и горные степные и лесостепные Средней Сибири (*ГО, ТУ*), с одной стороны, и на преимущественно южнотаежные и лесостепные районы осталь-

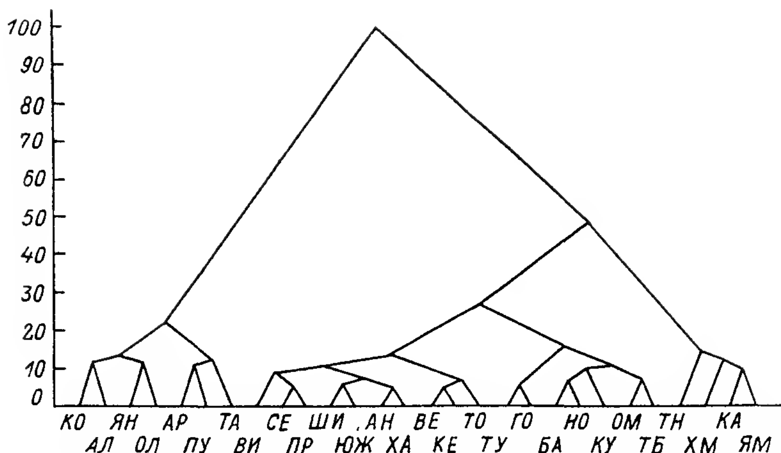



Рис. 5. Дендрограмма родового богатства в промилле 136 семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояиий по методу Уорда.

ной территории — с другой. Они группируются в подкластеры: южнотаежный «приенисейский» (*ТО, КЕ, ВЕ*), лесостепной Средней и Восточной Сибири (*ХА, АН, ЮЖ, ШИ*), верхнеленский и северобайкальский (*ВИ, ПР, СЕ*).

Дендрограмма для 30 семейств, более богатых родами (в ‰) во флоре Сибири в целом (рис. 6), сходна с полученной для полного семейственно-родового спектра. Но Вилюйский район (*ВИ*) из соседства с Приленским и Северобайкальским районами (*ПР, СЕ*) переместился к Алданскому району (*АЛ*).

Больше отличается диаграмма для 10 ведущих семейств, основанная на коэффициентах ранговой корреляции *гамма* (рис. 7). В ней вся флора делится на южные районы и свойственные северной и средней полосе Сибири. Из них кластеры южных районов подразделяются на относящиеся к Западной Сибири (*ТБ, КУ, ОМ, НО, ТО, БА*) и к Средней и Восточной Сибири. При этом ко второму подкластеру причленяется также западно-сибирский Кемеровский район (*КЕ*), чтобы оказаться рядом с соседним горностепным Хакасским районом (*ХА*) Средней Сибири. Последний в свою очередь тесно связан с Ангарским районом (*АН*) островных степей. Среди этих южных и переходных к северу районов Средней и Восточной Сибири более

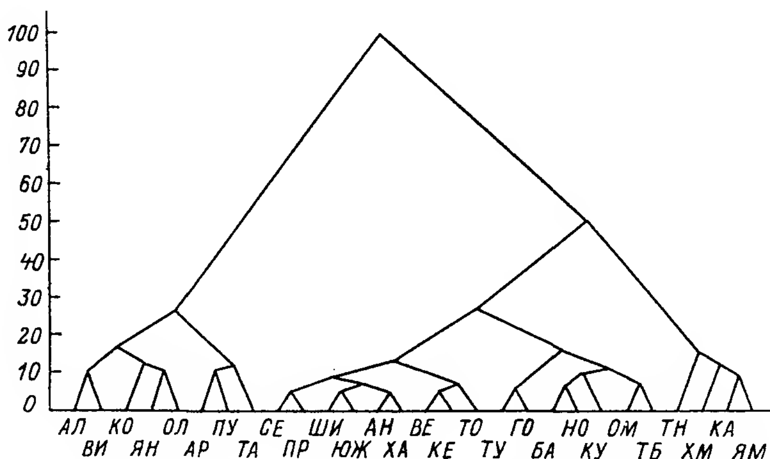



Рис. 6. Дендрограмма родового богатства в промилле 30 главных семейств Сибири. Связывание евклидовых расстояний по методу Уорда.

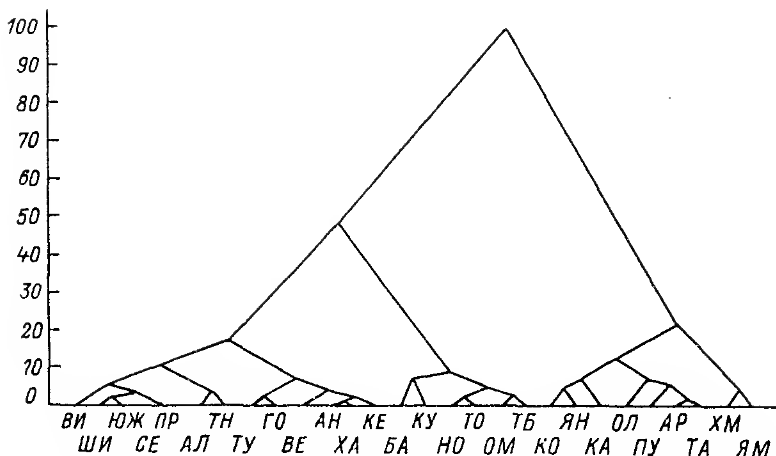



Рис. 7. Дендрограмма ранжированного родового богатства 30 главных семейств Сибири. Связывание коэффициентов корреляции *гамма* по методу Уорда.

обособлены среднетаежные районы (*ТН, АЛ*). В северном кластере прежде всего отделяются арктические и гипоарктические районы Западной Сибири (*ЯМ, ХМ*), тогда как в Восточной Сибири арктические и собственно субарктические районы (*ТА, АР, ПУ, ОЛ*) отделяются от нагорных северо-восточных (*ЯН, КО, КА*). Деление в целом выглядит правдоподобным, но акценты в нем все же другие, чем в диаграмме, основанной на весовых характеристиках. В частности, прежде всего обращает на себя внимание запоздалое обособление северных (арктических и собственно субарктических) и северо-восточных нагорных районов.

Выявленное деление на основе семейственно-родовых спектров, видимо, отражает более древние и соответственно глубинные флорогенетические связи по сравнению с дендрограммами по семейственно-видовым (рис. 1) и тем более по родово-видовым спектрам. Последние обсуждаются в отдельной статье. Сейчас же отметим, что по полным родово-видовым спектрам (рис. 8) прежде всего обособляется южная полоса Сибири от северной и средней полосы. Кластер южной полосы в свою очередь разделяется на районы Западной Сибири и на районы Средней и Восточной Сибири вместе с Горноалтайским (*ГО*). Кластер средней и северной полосы Сибири развет-

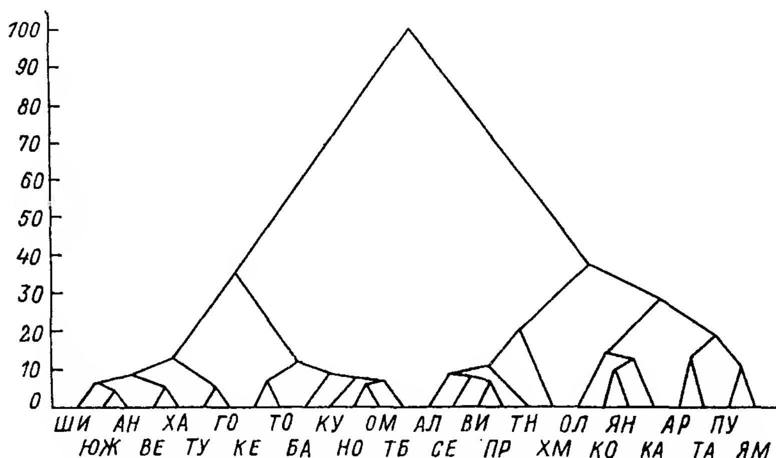



Рис. 8. Дендрограмма видового богатства в промилле 826 родов Сибири. Связываиие евклидовых расстояиий по методу Уорда.

вляется на таежные и горно-таежные районы и на арктические и горные гипоарктические районы. Из них второй подкластер делится: 1) на арктические и субарктические районы (*ТА, АР, ЯМ, ПУ*) и 2) на горные гипоарктические районы (*ОЛ, ЯН, КО, КА*).

### *Некоторые сравнительные показатели особенностей флоры*

Многие исследователи флор предпочитают для анализа спектры из 10 ведущих семейств. Во флоре Сибири 10 семейств из числа ведущих в конкретных районах содержат от 57.0 до 69.6 % всего состава видов и подвидов в районе (табл. 3). При этом, как и ожидалось (Толмачев, 1970), более репрезентативными оказались спектры северных районов (от 62.3 до 69.6 %): *ЯМ, ТА, ПУ, АР, ОЛ, ЯН, КО* (рис. 9: сплошная линия и кружки).

Высокая репрезентативность выявлена также в случае трех южнее расположенных районов: Горноалтайского (60.6 %), Тувинского (62.0 %) и Каларского (62.4 %). Они отличаются многопоясным растительным покровом и хорошо выраженными высокогорьями с аркто-альпийскими и альпийскими растениями. Можно предполагать, что флора этих районов формировалась при усиленной автохтонной тенденции, когда некоторые семейства оказались особо богатыми по содержанию видов. Именно эти районы отличаются от других южных также повышенным средним содержанием видов и подвидов в полном наборе семейств (рис. 9: штриховая линия и ромбики).

Северные флоры, как более бедные, характеризуются невысоким средним содержанием видов и подвидов в полном наборе семейств. Так, в арктическом Таймырском районе 10 главных семейств включают в себя 66.6 % видового состава. Полный набор семейств там содержит в среднем по 8.4 вида и подвида. В расположенном на сходной долготе, но много южнее Ангарском районе 10 главных семейств включают лишь 58.4 % видового и подвидового состава. Зато каждое из всех семейств там содержит в среднем почти вдвое больше видов и подвидов, чем в Таймырском районе (по 15.6 против 8.4).

Зависимость среднего числа видов в семействах ($y$) от видового богатства флоры ($x$) подчиняется линейной регрессии и для флоры Сибири выражается эмпирической формулой: $y = 5.151 + 0.006\ x$. На диаграмме (рис. 10) 2 района оказались за верхним контуром эллипса: Арктический (в Якутии) и Тувинский (*АР, ТУ*). Эти аутлайеры [outliers] отличаются относительно высоким средним видовым богатством семейств

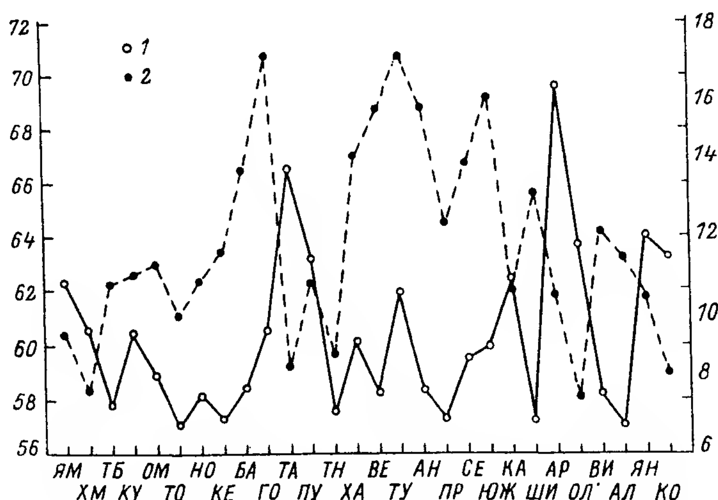



Рис. 9. Видовое богатство 10 главных семейств (*1*) и среднее число видов во всех семействах (2).

По вертикальным осям: слева — видовое богатство, %; справа — число видов, шт.

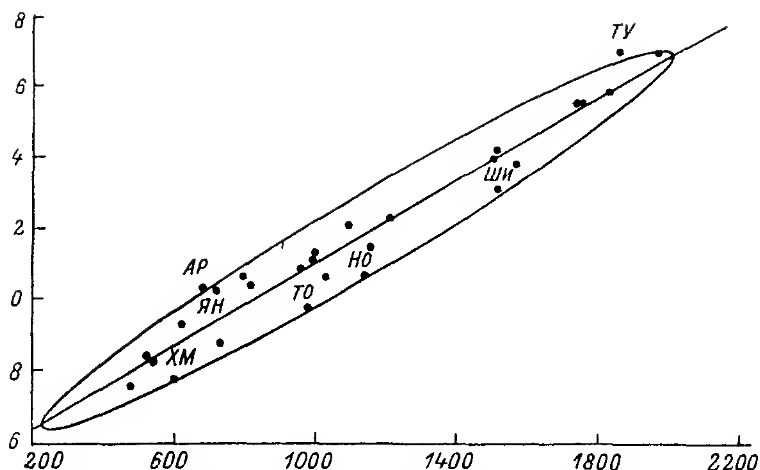



Рис. 10. Регрессия числа видов и их среднего содержания в семействах. Эллипс для коэффициентов 0.85.

По вертикальной оси — среднее число видов в семействе, по горизонтальной — общее число видов.

(10.3 и 17.3 соответственно для 683 и 1864 видов), что свидетельствует о преобладании автохтонной тенденции в генезисе флоры. При этом близкое положение к Арктическому району занимает на диаграмме географически сопредельный с ним Яно-Индигирский район (*ЯН*). Названные выше аутлайеры (*АР*, *ТУ*), кроме того, также отличаются высокой видовой репрезентативностью 10 главных семейств (см. выше).

Преобладание прямо противоположной, аллохтонной тенденции во флорогенезе прослеживается в случае Ханты-Мансийского, Томского, Новосибирского и Шилкинско-Аргуньского районов (*ХМ*, *ТО*, *НО*, *ШИ*). На диаграмме (рис. 10) они приближаются к нижнему контуру эллипса вследствие пониженного среднего содержания видов в семействах относительно общего видового богатства. Эволюционной причиной может быть пограничное ботанико-географическое положение Шилкинско-Аргуньского района (на периферии Маньчжурии), а в случае Ханты-Мансийского, Томского и Новосибирского районов — интенсивные плейстоценовые флювиогляциальные пертурбации флоры на Западно-Сибирской низменности.

На неполных спектрах некоторые из семейств являются ведущими в генеральном списке (во флоре Сибири в целом), но не главными в отдельных районах. Примером могут быть 2 очень контрастных района: Ямало-Ненецкий (флору образуют 623 вида и подвида) и Курганский (963 вида и подвида). Оба расположены на Западно-Сибирской низменности, но в разных подзонах: один в Арктике, Субарктике и северной тайге, другой — в лесостепной и степной подзонах. В 15-членных спектрах не являются ведущими одновременно в обоих районах по 3 семейства. При сравнении спектра для Ямало-Ненецкого района из 15 ведущих семейств со спектром для Курганского района, где ведущими оказались лишь 13 семейств и 3 неведущими, коэффициенты ранговой корреляции Кендэла и Спирмена равны соответственно 0.53 и 0.76. Но при обратном сравнении 15-членный спектр включает все ведущие семейства для Курганского района, а для Ямало-Ненецкого, наоборот, 13 ведущих и 3 неведущих. В этом случае коэффициенты оказываются другими: 0.43 и 0.71. При увеличении же спектров до 18 членов, когда каждый список включает по 15 ведущих и 3 неведущих семейства, коэффициенты уменьшаются лишь до величины 0.42 и 0.70. Следовательно, увеличение размера спектров сопровождалось незначительным повышением различия во флоре районов.

В спектрах из 10 семейств, ведущих во флоре Сибири в целом, лишь 6 оказываются ведущими во всех районах без исключения. При этом ведущие семейства

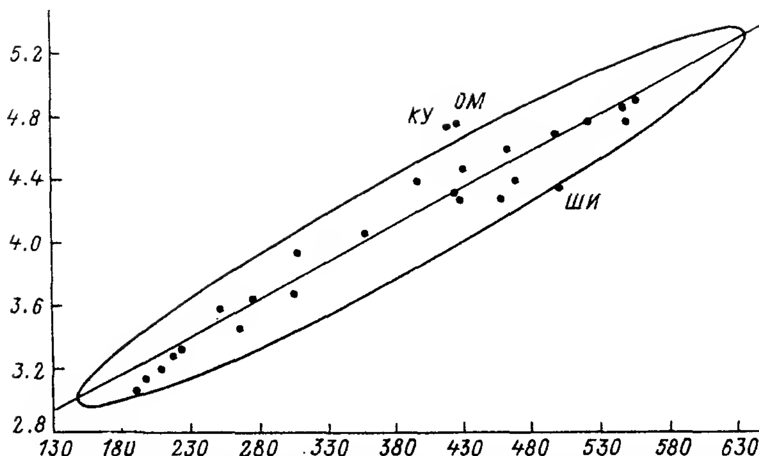



Рис. 11. Регрессия числа родов и их среднего содержания в семействах. Эллипс для коэффициента 0.85.

По вертикальной оси — среднее число родов в семействе, по горизонтальной — общее число родов.

в районах порознь образуют в совокупности список из 16 семейств. Ведущие во всех районах 6 семейств, как наиболее репрезентативные, представляют особый интерес для сравнительного анализа флор (Байков и др., 1998). Уместно напомнить, что состав ведущих родов варьирует в родово-видовых спектрах гораздо больше, чем в семейственно-видовых, а их видовая и подвидовая репрезентативность значительно меньше. Так, во флоре Сибири в целом 42 главных рода включают 42.7 % вида и подвида, а 10 главных родов — лишь 19.8 %.

Соотношение числа родов во флоре районов ($x$) и среднего их содержания в семействах ($y$) выражается линейной регрессией по эмпирической формуле: $y = 2.314 + 0.005\,x$. На диаграмме (рис. 11) у верхнего контура эллипса оказываются аутлайерами районы Курганский (418 родов) и Омский (425 родов), как отличающиеся относительно высоким средним содержанием родов в семействах (4.75 и 4.78). Это можно объяснить тем, что в данных районах (*КУ, ОМ*) в плиоцене преобладала автохтонная тенденция во флорогенезе в связи с эволюцией Туранской флоры. В противоположность этому в Шилкинско-Аргуньском районе (*ШИ*) преобладала аллохтонная тенденция на уровне родового состава флоры, вероятно, в связи с краевым положением его в Маньчжурии. В результате среднее содержание родов в семействах там относительно низкое (4.36) и на диаграмме регрессии район находится около нижнего контура эллипса. Сходное положение найдено для Шилкинско-Аргуньского района также при анализе соотношения между видовым богатством и средним числом видов в семействах (см. выше).

## Выводы

1. Таксономические спектры могут быть использованы для выявления эволюционных направлений (трендов), имевших место в формировании структуры флор. При этом семейственно-родовые спектры отражают более древние филогенетические связи между флористическими районами, чем семейственно-видовые спектры. В свою очередь последние соответствуют более древним филогенетическим связям по сравнению с родово-видовыми спектрами.

2. Составленные по таксономическим спектрам дендрограммы могут быть полезными при моделировании флористического районирования по иерархической схеме наряду с учетом эндемизма и общего состава видов и подвидов.

3. Применение таксономических спектров с относительными (весовыми) показателями (в долях единицы, процентах или промилле от общего числа в районе таксонов

подчиненного ранга) дает более информативные результаты по сравнению с ранжированными данными с последующим определением по ним коэффициентов корреляции.

4. Понижение репрезентативности неполных таксономических спектров, составленных только из богатых (ведущих) членов, снижает корректность дендрограмм. Но такие дендрограммы, полученные «экспресс-методом», все же могут быть полезными для предварительных заключений.

5. Для суждения о генезисе флоры с помощью регрессионного анализа важным индикатором являются «аутлайеры» среди районов, как расположенные вне контура эллипса на диаграммах среднего содержания видов и родов в семействах относительно общего числа видов и родов в конкретных районах.

Авторы признательны Л. З. Лукмановой (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) за помощь при составлении таблиц видов и подвидов растений по сводке «Флора Сибири» (1987—1997).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50029).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Байков К. С., Доронькин В. М., Малышев Л. И.* Пространственное разнообразие десяти ведущих семейств сосудистых растений во флоре Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 49—62.

*Заки М. А., Шмидт В. М.* О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья, 1—3 // Вестн. ЛГУ. 1972. № 9. С. 57—69; 1973а. № 9. С. 47—57; 1973б. № 21. С. 44—53.

*Малышев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972а. С. 17—40.

*Малышев Л. И.* Особенности и генезис флоры // Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972б. С. 150—189.

*Малышев Л. И.* Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163—186.

*Мартыненко В. А., Шмидт В. М.* Биометрическое сравнение бореальных конкретных флор Коми АССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 353—370.

*Ольдендорфер М. С., Блэшфильд Р. К.* Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 139—215.

*Пяк А. И., Зверев А. А.* Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета Biostat // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 64—75.

*Ребристая О. В., Шмидт В. М.* Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1353—1363.

*Семкин Б. М.* Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149—163.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с., карта.

*Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношения во флорах Земного шара // Вестн. ЛГУ. 1970. № 15. С. 62—74.

*Флора* Сибири. Т. 1—13. Новосибирск, 1987—1997.

*Шмидт В. М.* Количественная характеристика флоры Курильских островов // Вестн. ЛГУ. 1974. № 15. С. 55—63.

*Шмидт В. М.* Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1225—1236.

*Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

*Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

*Шмидт В. М.* О некоторых приемах сравнения систематической структуры флор // Теоретические и методические приемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 163—167.

*Abbott L. A., Bisby F. A., Rogers D. J.* Taxonomic analysis in biology: computers, models, and databases. New York, 1985. 336 p.

*De Candolle A.* Géographie botanique raisonnée. T. 1—2. Paris; Geneve, 1855. 1366 p.
*Norušis M. J.* SPSS for Windows: Base system user's guide (Release 6.0). Chicago, 1993. 828 p.
*Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. San Francisco, 1973. 573 p.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 8 I 1998

SUMMARY

The family-species and family-genus structure of 28 provisional floristic districts of Siberia, basing on the manual «Flora Sibiriae» (1987—1997) have been investigated. In the cluster analysis, the Ward's method was adopted, and also, for the comparision, the Unweighted Pair-Group Average linkage [UPGA]. Weighted initial data (per mille, ‰) were found more instructive on the evaluation of Euclidean distances than the coefficients of rank correlation *Gamma*. Also suggestive to the phylogenetic trends in the local floras were the diagrams of regression between the mean number of species (and subspecies) of genera per family and the number of species or genera in the districts. The dendrograms of taxonomic structure are promising in the modelling of hierarchical floristic subdivisions. Accordingly, the family-genus spectra reveal more ancient trends in the floristic evolution, than the family-species and, especially, the genus-species spectra. The representativity abasement of spectra, compiled only for the most rich (or leading) taxa in a flora, does not exclude their utility for provisional conclusions.

УДК 581.444 : 582.542.1

© Е. И. Курченко

# СИНФЛОРЕСЦЕНЦИЯ *AGROSTIS TENUIS* (*POACEAE*) И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА И ЗАРОДЫША ЗЛАКОВ

E. I. KURCHENKO. THE SYNFLORESCENSE OF *AGROSTIS TENUIS* (*POACEAE*) AND ANALYSIS OF THE MORPHOLOGICAL NATURE OF FLOWER ELEMENTS AND THE EMBRYO OF GRASSES

Дано описание структуры вегетативной части побега и синфлоресценции *Agrostis tenuis*. Проанализировано строение цветка и зародыша с точки зрения фитомерного представления о побеге злака. Установлено, что синфлоресценция *A. tenuis* — монотелического типа; брактеи и части цветка, кроме тычинок, — видоизмененные листья, тычинки — боковые побеги; зародышевая ось — главная ось побега, колеоптиль — семядоля, зародышевый корень — главный корень растения.

Со времени исследований W. Troll (1964) и F. Weberling (1965), в которых были разработаны основные понятия синфлоресценций цветковых растений, опубликовано более ста работ, посвященных синфлоресценциям двудольных (см. обзоры: Кузнецова, 1991; Кузнецова и др., 1992). Сведения о синфлоресценциях злаков в литературе ограничены. В последние годы появилась серия статей аргентинского ботаника A. Vegetti, который исследует соцветия растений представителей семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* (Vegetti, 1992; Vegetti, Tivano, 1991; Vegetti, Pensiero, 1993, и др.).

Настоящая работа выполнена с целью анализа типологии синфлоресценции и морфологической природы частей цветка и зародыша злаков на примере *Agrostis tenuis* Sibth. — одного из распространенных в Европе видов полевиц. Материалом для исследования послужили сборы автора в Московской обл., на Кавказе, на Карпатах, а также просмотр гербария в Москве и С.-Петербурге.

Новый структурный подход к пониманию соцветий, введенный в морфологию растений работами Troll (1964) и его последователей, рассматривает цветоносные зоны побеговых систем как структурные единства побега, называемые объединенными соцветиями, или синфлоресценциями. Такой подход открывает новые перспективы анализа цветоносных зон, имеющих общие с вегетативной частью побега закономерности ветвления. Боковые оси соцветия, повторяющие строение главной оси, Troll называет паракладиями.

Анализ синфлоресценции включает изучение строения и особенностей развития всего побега. Согласно Troll (1964) и Weberling (1965), у побега выделяются четыре зоны (рис. 1, *A*): зона возобновления, зона торможения, паракладиальная зона и главное соцветие. Зона возобновления составлена из корневища и нижних узлов наземных побегов, чьи пазушные почки дают начало новым побегам. Эта зона у *A. tenuis* составляет 1.5—2.5 см и включает предлист, чешуевидные листья и настоящие листья V—VII (VIII) ярусов. Зона торможения включает ортотропную часть побега с листьями, пазушные почки которых развиты слабо и обычно не трогаются в рост или не закладываются совсем. У *A. tenuis* эту зону составляют междоузлия листьев VIII—X ярусов, длина зоны в среднем 25—30 см. Выше последнего яруса вегетативной части побега развивается длинное междоузлие (до 25 см), заканчивающееся синфлоресценцией. Эта часть стебля тождественна цветочной стрелке двудоль-

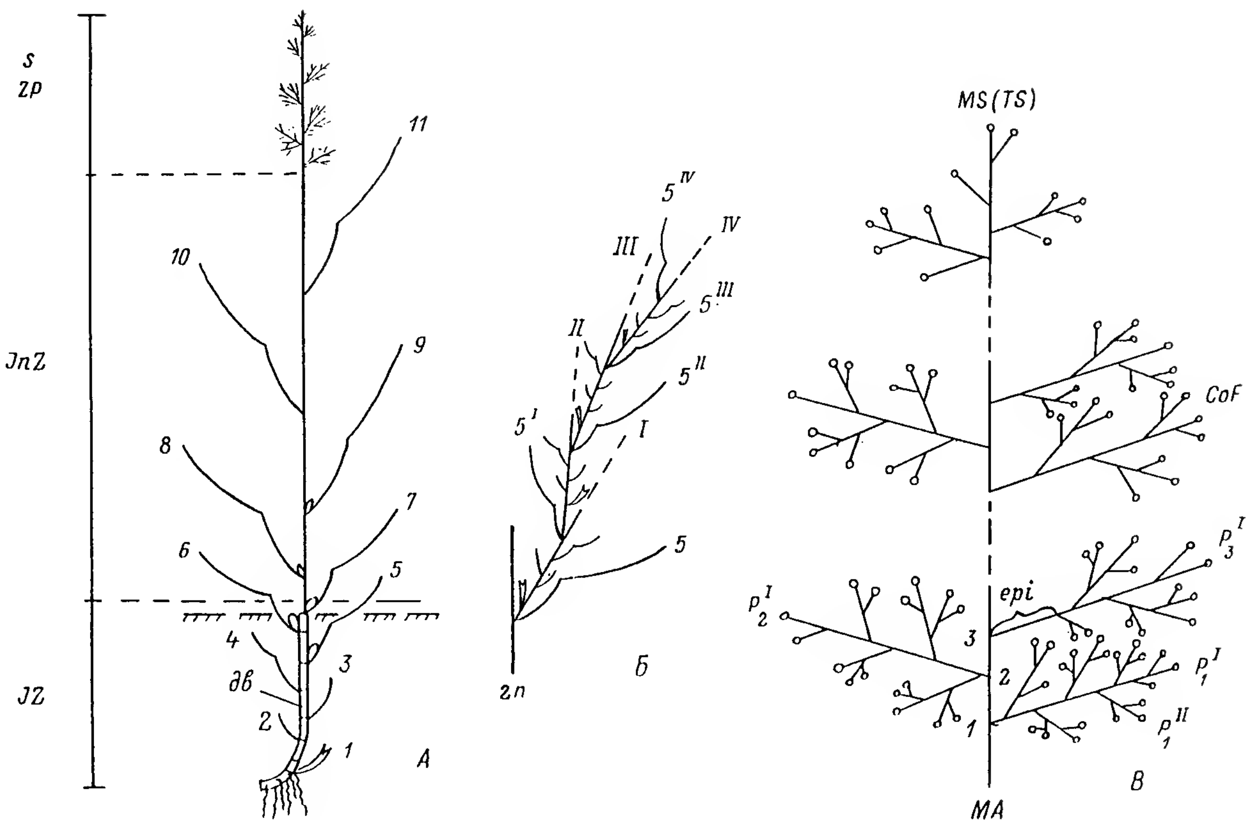



Рис. 1. Структура вегетативной части побега (*А*, *Б*) и схема синфлоресценции (*В*) *Agrostis tenuis*.

*А*. Схема строения дициклического генеративного побега. Зоны: *IZ* — возобновления, *InZ* — торможения, *ZP* — зона паракладиев, *S* — синфлоресценция. *1*—*11* — порядковые номера листа и почки на главном побеге (*1* — предлист; *2*, *3* — чешуевидные листья; *4*—*11* — ассимилирующие листья). *дв* — двулетняя часть побега.

*Б*. Схема ветвления в пазухе 5-го листа главного побега. *гп* — главный побег; *I*—*IV* — порядок ветвления боковых побегов; *5*, $5^{I}$, $5^{II}$, $5^{III}$, $5^{IV}$ — 5-й лист на главном побеге и побегах последующих порядков.

*В*. Схема синфлоресценции. *MA* — главная ось соцветия; *1*, *2*, *3*... — узлы главной оси соцветия; $P_1$, $P_2$, $P_3$... — паракладии в узлах *1*, *2*, *3*... (на рисунке изображены паракладии только наибольшей длины); $P_1^I$ — паракладий I порядка, $P_1^{II}$ — паракладий II порядка; *MS* — главное соцветие (*TS* — верхушечный колосок); *epi* — эпиподиум, *CoF* — кофлоресценция.

ных растений. Первым листом синфлоресценции является брактея, которая хорошо различима у формирующегося соцветия *A. tenuis*, а у взрослого растения заметна в виде короткой оторочки в нижнем узле.

Паракладиальная зона соответствует зоне обогащения синфлоресценции и характеризуется наличием цветоносных боковых веточек, или паракладиев, в пазухах брактей.

Главное соцветие у *A. tenuis* сформировано верхушечным колоском главной оси синфлоресценции.

*Структура вегетативной части побега* (рис. 1, *А, Б*)

*A. tenuis* — рыхлокустовое растение с внеквлагалищным способом возобновления побегов и системой симподиальных корневищ. По направлению роста различаются побеги апогеотропные и диагеотропные. Побег начинается предлистом 3—5 мм дл., за которым следует 2—3 чешуевидных листа. Нижний из них 4—6 мм дл., верхний — 10—14 мм, выше следует неполный лист с влагалищем 15—17 мм и пластинкой 3—5 мм, далее нормально развитые листья с влагалищем 2.5—3 см и пластинкой 3—4.5 см дл. В первый год жизни побега формируется его укороченная часть длиной 4—6 мм с чешуевидными и 1—3 нормальными листьями. На второй год образуется удлиненный вегетативный или генеративный (дициклический) побег. Некоторые побеги зацветают на 3-й или 4-й год жизни (три- и тетрациклические побеги). На дициклическом генеративном или удлиненном вегетативном побеге развиваются 9—10 листьев, три- и тетрациклическом — до 23 листьев. Главный побег, развившийся из семени, образует 4 порядка боковых побегов.

Пазушные почки на генеративных и удлиненных вегетативных побегах образуются в пазухах листьев, начиная с V—VI яруса. Емкость почек (термин Т. И. Серебряковой, 1971) равна 4 (кроющая чешуя, 3 листовых колпачка и валик). Одна-две почки трогаются в рост. Последняя почка на генеративном побеге закладывается в пазухе 3-го сверху перед соцветием листа в виде слабого зачатка. Емкость такой почки равна 3 (несросшаяся кроющая чешуя и два колпачка). Эти почки трогаются в рост только в случае повреждения верхушки побега.

Формирование генеративной почки начинается в конце апреля—в мае.

*Структура синфлоресценции* (рис. 1, *В*; 2*а*)

Синфлоресценция *A. tenuis*, как и других злаков, представлена главной осью и серией паракладиев, или боковых веточек. Главная ось формирует брактеи в паракладиальной зоне и элементы цветка у верхушечного колоска. Паракладий I порядка в свою очередь повторяет подобную схему, отличаясь отсутствием брактей у взрослого соцветия. Всего у *A. tenuis* образуется до 4 порядков паракладиев. Все паракладии заканчиваются верхушечным колоском (кофлоресценцией).

Система ветвления синфлоресценции образована разным числом паракладиев в разных узлах и числом порядков в одном узле. В нижних узлах насчитывается до 8—9 паракладиев 4 порядков ветвления, в средних узлах — 3—4 паракладия 3 порядков ветвления, в верхних узлах по 1—2 паракладиям 1—2 порядков ветвления. На оси соцветия насчитывается до 10 узлов. Каждая брактея узла окружает целую группу паракладиев, среди которых выделяется наиболее длинный паракладий (до 5 см в нижнем узле) с наибольшим числом порядков ветвления. Пучки паракладиев расположены двурядно (дистиха) на оси синфлоресценции, но благодаря развитию мозолистых тел у оснований веточек и их набуханию во время цветения происходит раздвижение веточек и расположение их по всей окружности главной оси. Во время цветения колоски и паракладии всех порядков занимают положение под углом 90°, вследствие чего синфлоресценция приобретает специфичный для данного вида облик из расставленных тонких шероховатых веточек и колосков, свободно ориентированных в пространстве. Оси паракладиев волнисто изогнуты, что присуще только

Рис. 2. Общий вид соцветия *Agrostis tenuis* и элементы колоска.

*а* — общий вид соцветия; *б* — боковые веточки; *в* — ножка колоска на утолщенной части соцветия; *г*, *д* — колосковые чешуи (*г* — нижняя, *д* — верхняя); *е*, *ж* — цветковые чешуи (*е* — нижняя, *ж* — верхняя); *з* — лодикулы.

Масштабная линейка: *б* —10 мм, *в* — 0.5 мм, *г*—*з* — 2 мм.

данному виду рода. После цветения облик соцветия не изменяется. Характер ветвления соцветий *A. tenuis*, как и других видов рода, обнаруживает сходство с ветвлением *Avena sativa*, описанным J. Velenovsky (1910).

Эпиподиум паракладия (отрезок оси от основания веточки до места отхождения веточки II порядка) составляет 0.3—0.5 от всей длины паракладия. Он хорошо развит у паракладиев I и II порядков. Длина междоузлий, число и длина паракладиев и порядок ветвления уменьшаются акропетально (по направлению к верхушке). Это относится как к главной оси, так и к паракладиям.

В отличие от бамбуков, у которых в пучках веточек, сидящих на одном узле соцветия, можно выделить боковые ветви I—III порядков (Arber, 1934; McClure, 1966; Серебрякова, 1971), у *A. tenuis* весь пучок боковых веточек в одном узле главной оси соцветия составлен из осей одного порядка. Пучок возникает в пазухе брактеи в результате формирования нескольких точек роста. На веточках I порядка возникает пучок из 2—5 веточек II порядка и так — до веточек IV порядка. Подобную трактовку возникновения боковых веточек дает также Г. В. Заблуда (1951) для *Avena*.

В нижних узлах соцветий часто возникают разветвленные системы осей паракладиев. В одних случаях это ложно-дихотомические системы, в других — равноценных веточек бывает 3—5 (Курченко, Седых, 1996). Верхушечный колосок главной оси соцветия и верхушечные колоски паракладиев, как и остальные колоски в соцветиях, ничем не отличаются друг от друга.

Развитие соцветий полевиц, которые относятся к трибе овсовых (*Aveneae* Dum.), обнаруживает сходство с процессом формирования соцветия у видов *Avena* (Заблуда, 1951; Куперман, 1955; Ростовцева, 1955; Сурков, 1961). Для полевиц характерен базипетальный способ развития соцветий. Первым формируется колосковый бугорок на верхушке главной оси конуса нарастания, затем — на верхушке верхних веточек II порядка и далее последовательно на всех образующихся веточках. В то время как в верхних частях соцветия уже идет процесс дифференциации колосковых и цветковых бугорков, в нижних узлах могут только возникать зачатки новых веточек.

С точки зрения Troll (1964) и Weberling (1965), синфлоресценции злаков следует относить к полителическому типу. Хотя верхушечная часть главного соцветия у некоторых родов злаков заканчивается одноцветковым колоском, 1-цветковые колоски обычно признаются за результат редукции первично многоцветковых колосков (Цвелев, 1976).

Верхушечный колосок *A. tenuis* имеет следующее строение (рис. 2). Колосок, до 2 мм дл., сидит на короткой ножке, расположенной на утолщенной части главной оси соцветия. Колосковые чешуи ланцетные со срединной жилкой, проходящей по килю в спинной части, длиннее цветковых чешуй. Верхняя часть киля нижней колосковой чешуи имеет шипики. Нижняя цветковая чешуя с хорошо развитой срединной жилкой и двумя боковыми жилками. Каллус голый. Верхняя цветковая чешуя короче нижней, с выемкой на верхушке и имеет две хорошо развитые жилки. Лодикул 2. Тычинок 3 с пыльниками 0.3—2.0 мм дл. Завязь голая. Зерновки 0.6—1.0 мм дл.

### *Морфологическая природа цветка и зародыша злаков*

С точки зрения метамерного строения, побег злаков слагается из повторяющихся структур — фитомеров. Фитомер состоит из листа, узла и нижерасположенного междоузлия с почкой у основания этого междоузлия (Серебрякова, 1971; Цвелев, 1993). Синфлоресценция, как часть побеговой системы, обнаруживает подобную закономерность метамерного строения. Фитомеры соцветия *A. tenuis* включают в себя узел с зачатком брактеи на главной оси соцветия с отходящими боковыми веточками (паракладиями) и нижерасположенное междоузлие. Всего в соцветии *A. tenuis* насчитывается до 10 фитомеров. В верхушечном колоске синфлоресценции (как и в других колосках соцветия) различаем следующие фитомеры: нижняя колосковая чешуя с

короткой ножкой, утолщенной цветоножкой и нижележащим отрезком главной оси соцветия до узла; верхняя колосковая чешуя с коротким нижележащим отрезком оси колоска (и одновременно главной оси соцветия). Далее следующие элементы цветка, каждый с коротким нижележащим отрезком оси колоска: нижняя цветковая чешуя, затем верхняя цветковая чешуя с 2 боковыми веточками — нижними тычинками, 2 лодикулы с боковой веточкой — верхней тычинкой, завязь с 2 рыльцами. Главная ось соцветия *A. tenuis* в отличие от других злаков (например, видов *Calamagrostis*) не продолжается в виде стерженька под основанием цветковой чешуи, а заканчивается в завязи. На основании этого признака синфлоресценцию *A. tenuis* мы относим к монотелическому типу.

Фитомерный подход подтверждает существующее мнение, что цветок злаков есть видоизмененный побег (Смирнов, 1953; Цвелев, 1976).

Листовую природу колосковых и цветковых чешуй признавал П. А. Смирнов (1953). У соцветий *Poa bulbosa* L. он описал видоизмененные с язычком и пластинкой листа цветковые чешуи 4-го и 5-го колосков. Это дало автору повод рассматривать колосковые и цветковые чешуи как неполные листья, гомологичные влагалищам листа, а ости нижних цветковых чешуй, когда они имеются, — гомологичными листовым пластинкам. Две лодикулы соответствуют одному неполному листу. Гинецей образован одним плодолистиком, при этом в 2 рыльца, по мнению Смирнова, переходят два края плодолистика, гомологичные 2 верхушкам краев влагалища одного листа.

Согласно В. А. Суркову (1961), тщательно исследовавшему процесс формирования цветков овса и других злаков, имеющих 2—3- и 6-тычиночные цветки, элементы колоска формируются по бокам колосковой оси, двурядно, из складок меристематической ткани, по форме и положению совершенно сходных с листовыми валиками вегетативных побегов и соцветия. Так, у видов *Avena* 2 колосковые чешуи развиваются из 2 листовых валиков, расположенных один выше другого. Нижняя цветковая чешуя формируется из 3-го валика на оси конуса. Верхняя цветковая чешуя образуется в результате срастания 2 валиков (что подтверждается наличием 2 жилок у верхней цветковой чешуи *Agrostis tenuis*), в пазухе каждого из них формируется по 1 тычинке. Две лодикулы образуются в результате разделения первоначально 1-го валика, в пазухе которого формируется 3-я верхняя тычинка. Таким образом, тычинки являются боковыми осями на оси колоска и главной оси соцветия. Из следующего листового валика развивается плодолистик, в котором дифференцируется завязь, два столбика и рыльца. Из последнего валика, сидящего на этой же оси, формируется интегумент, а апикальная часть оси, представляющая верхушечную меристему стебля, на заключительном этапе морфогенеза образует нуцеллус. Исследования Суркова подтвердили листовую природу частей цветка и понимание колоска как видоизмененного разветвленного побега с зачатками листьев и боковых побегов. Верхушечная точка роста в процессе исторического развития приобрела способность осуществлять функцию полового размножения.

Можно предположить, что не только у *A. tenuis* и других видов полевиц, относящихся к одной с *Avena* трибе, имеет место подобный способ формирования членов колоска, но и у многих других фестукоидных злаков.

На схеме строения колоска (рис. 3, *A*) изображены 2 колосковые, 2 цветковые чешуи, пыльники, лодикулы и завязь с рыльцами. В отличие от известной схемы строения многоцветкового колоска злаков (Смирнов, 1958; Цвелев, 1976) тычинки — боковые побеги изображены в пазухах соответствующих видоизмененных листовых органов: верхней цветковой чешуи и лодикулы. (На схеме Смирнова (1958) они изображены вне пазух в верхней части оси цветка).

В зародыше злаков различают щиток, прилегающий к эндосперму, зародышевую почку из зачатков листьев, прикрытых сверху двукилевым колеоптилем, зародышевый корешок, одетый колеоризой, эпибласт — складкообразный вырост снаружи колеоптиля у его основания.

Существует обширная литература, посвященная проблеме строения зародыша и интерпретации морфологической природы его частей. По выражению А. К. Сквор-

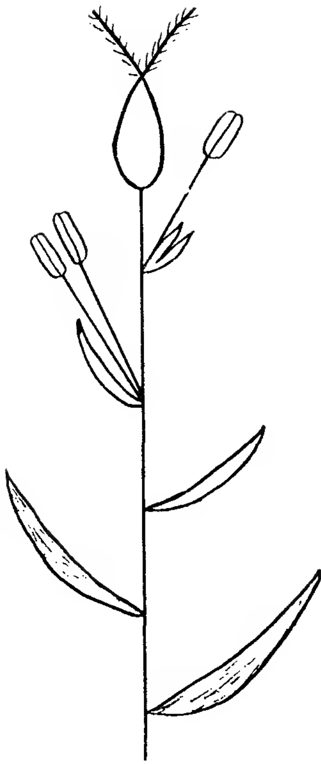


Рис. 3. Схема строения колоска.
Объяснения в тексте.

цова (1977), вопрос о морфологической природе частей зародыша злаков столь же стар, как сама морфология растений. Пристальное внимание к зародышу злаков обусловлено своеобразием его строения и развития по сравнению с зародышами других порядков класса однодольных. Уникальный тип эмбриогенеза — закономерное косое заложение клеточных перегородок, создающее предпосылку для дальнейшего развития дорсовентральной симметрии, а также раннее обособление щитка, закрепляющее этот процесс, позволило Т. Б. Батыгиной (1968) выделить особый Graminad-тип эмбриогенеза.

Разнообразие мнений о морфологической природе щитка и колеоптиля зародыша злаков, согласно Скворцову (1977), сводится к следующим точкам зрения. Щиток — семядоля, колеоптиль — независимый от семядоли орган, гомологичный целому листу; щиток и колеоптиль — часть единой семядоли; щиток целиком или по крайней мере частично — орган осевой природы. Так, Смирнов (1953) щиток считал за продолжение оси со слепым окончанием, а колеоптиль — за предлист почки зародыша — побега II порядка в пазухе эпибласта. Скворцов (1977) принимает щиток и колеоптиль за части одной семядоли, при этом колеоптиль — вырост влагалищной части семядоли. Позднее Н. Н. Цвелев предложил гипотезу о щитке как единственной семядоле и осевом органе; колеоптиль он предлагает считать как орган, гомологичный предлисту, и его же можно принимать за семядолю (Рытова, Цвелев, 1982; Цвелев, 1991). В работе 1993 г. Цвелев, основываясь на большом значении фитомеров с филогенетической точки зрения, принимает щиток за своеобразный первичный фитомер и единственную семядолю зародыша злака, зародышевую почку рассматривает как боковую, гомологичную боковой почке взрослого побега, а колеоптиль — вырост щитка и профилл боковой почки.

Эпибласт зародыша Скворцов (1991) принимал за рудимент второй семядоли, а в более поздней работе (Скворцов, Костина, 1994) — за вторую семядолю.

Колеориза — другой своеобразный в морфологическом и физиологическом отношениях орган злаков. Среди покрытосеменных растений она известна только у злаков. Наиболее распространены две гипотезы о природе колеоризы: колеориза — часть зародыша, в которой эндогенно закладывается главный корень; колеориза — видоизмененный главный корень зародыша, а главный корень зародыша является придаточным.

Детальные исследования природы колеоризы зародыша злаков, проведенные Т. Б. Соколовской (1967), выявили раннее развитие главного зародышевого корня на том этапе, когда наблюдается дифференциация щитка, колеориза развивается как единое целое с чехликом зародышевого корня. Это дало основание автору придать главному корню зародыша его собственно морфологическое значение, а колеоризу рассматривать в качестве наружной части чехлика.

Критические обзоры различных взглядов на морфологическую природу частей цветка и зародыша злаков содержатся в работах W. V. Brown (1960), Т. Б. Соколовской (1967), М. Ф. Даниловой и Т. Б. Соколовской (1973), Н. Н. Цвелева (1976), А. К. Скворцова (1977) и др.

Точка зрения автора о морфологической природе частей зародыша злаков возникла в результате структурного подхода к пониманию соцветия у злаков.

Известно, что подобно тому как в эмбрионе млекопитающих заложена программа развития метамеров — позвонков осевого скелета, подобного материнскому организму, так и в зародыше злаков разворачивается геномная программа развития фитомеров, подобных фитомерам взрослого растения. На главной оси зародыша из 2 ярусов клеток формируется двукилевый предлист — колеоптиль (Эзау, 1980). Колеоптиль представляет собой первый видоизмененный зародышевый лист. Он защищает находящиеся под ним листовые примордии на апексе зародышевой оси, пробуравливает почву и вследствие чувствительности к свету направляет побег проростка вертикально к поверхности почвы. Одновременно с ним, соответствуя закону о корнелистовой связи у взрослого побега (Чайлахян, 1958), формируются зародышевый корень и колеориза, которая прикрывает зародышевый корень, закрепляет растение в субстрате и, характеризуясь высокой энергией всасывания, обеспечивает проросток влагой. Далее на верхушке оси зародыша под колеоптилем из примордиев формируется первый и следующие настоящие двурядно расположенные листья с пазушными почками у основания. (По нашим наблюдениям, у некоторых видов полевиц, например *A. canina, A. borealis,* первая боковая почка у проростка закладывается в пазухе первого листа, а у взрослых растений — в пазухе предлиста). Одновременно или несколько раньше появления первого листа зародышевый корень разрывает колеоризу, растет и ветвится. С развитием листьев новых ярусов у основания главной оси зародыша появляются придаточные корни.

Согласно нашим представлениям, щиток — функциональная ткань зародыша, которая подобно плаценте млекопитающих выполняет функцию снабжения зародыша питательными веществами из эндосперма. Он является источником гидролитических ферментов, вызывающих разрушение эндосперма и последующую передачу продуктов метаболизма по проводящей системе (подобно пуповине плацентарных млекопитающих) в зародышевую ось (Эзау, 1980).

Колеоптиль является первым видоизмененным листом зародыша злака, и именно он может считаться единственной семядолей зародыша злака согласно определению семядолей как первых листьев зародыша семенных растений.

Эпибласт, имеющийся у некоторых представителей крупных таксонов злаков, занимает положение у основания колеоптиля и колеоризы и может рассматриваться как рудиментарное образование, возникшее из меристематических клеток на месте возможного развития боковой почки. Именно здесь, ниже колеоптиля, при прорастании зерновок «паникоидных» злаков образуется вставочная меристема, за счет деятельности которой проросток выносится на поверхность почвы (Цвелев, 1975). Можно предположить, что у древних злакообразных растений, в этой части проростка, начиная с ранних этапов онтогенеза, наблюдалось интенсивное ветвление, которое в настоящее время сохранилось у побегов современных архаичных злаков, например у бамбуков (McClure, 1973). Возможно, что эпибласт выполняет физиологическую функцию, выделяя физиологически активные вещества, необходимые для развития проростка, или накапливает воду и поэтому сохранился в процессе эволюции.

Аналогом «колпачка» (колеоптиля) над зародышевой точкой роста верхнего апекса выступает «колпачок» — колеориза над точкой роста нижнего апекса, которую можно рассматривать как первичный корневой чехлик, что созвучно взглядам Т. Б. Соколовской (1967).

Колеоптиль вместе со следующими под ним листьями расположен на главной оси зародыша, появляется позднее оси (побега) I порядка взрослого растения. В процессе развития побега у многих видов злаков фитомеры верхних ярусов оси I порядка переходят в главную ось синфлоресценции, заканчивающуюся в главном соцветии (у *A. tenuis* в верхушечном колоске). Главная ось верхушечного колоска, как указывалось выше, представлена укороченными фитомерами разветвленного побега с видоизмененными листовыми образованиями — колосковыми и цветковыми чешуями,

лодикулами, плодолистиком, интегументом и боковыми побегами-тычинками. Самая верхняя, апикальная часть главной оси верхушечного колоска образует нуцеллус.

Упомянутые выше и другие аналогии органов зародыша злаков и эмбриона млекопитающих, как например функциональные ткани (щиток злаков и плацента млекопитающих), покровные образования, защищающие молодой организм (колеоптиль, колеориза злаков и околоплодная оболочка млекопитающих), рудиментарные органы, боковое положение зародыша злаков по отношению к главной оси колоска и эмбриона млекопитающих по отношению к позвоночнику материнского организма, говорят о параллелизме возникающих функций в процессе эволюции и их различном решении в разных отделах органического мира.

Специфические черты злаков, проявляющиеся в эмбриогенезе, структуре зародыша, вегетативных и генеративных органов, свидетельствуют о раннем обособлении *Graminales* в процессе эволюции однодольных и глубоко зашедшей специализации этого порядка.

Таким образом, структурный подход к соцветию как взаимосвязанному единству побеговой системы в сочетании с представлением о фитомерной организации тела растения злаков позволяет с новых позиций подойти к анализу природы членов цветка и зародыша злаков.

## Заключение

1. Синфлоресценция *A. tenuis* — монотелического типа, в которой можно различить главное соцветие, представленное верхушечным одноцветковым колоском, и паракладиальную зону, сформированную веточками, несущими одноцветковые колоски. Каждый паракладий оканчивается верхушечным колоском. Паракладий может в свою очередь развивать паракладии следующих порядков, за исключением последнего, относящегося к IV порядку.

2. Побеги возобновления развиваются из пазушных почек внευлагалищно, что соответствует паракладиям синфлоресценции, которые, образовавшись в пазухах брактей, в дальнейшем приобретают отклоненное от главной оси направление. Различия состоят в том, что в пазухе листа побега образуется один побег возобновления, а в пазухе брактеи образуется пучок веточек.

3. Наблюдается сходство в наибольшем числе (4) порядков ветвления боковых побегов вегетативной части *A. tenuis* и порядков ветвления паракладиев синфлоресценции (4).

4. Верхушечный колосок злаков есть видоизмененная укороченная часть верхушки побега, остальные колоски — укороченные части верхушек паракладиев разных порядков. Листья, брактеи, колосковые и цветковые чешуи, лодикулы и плодолистик являются видоизмененными листовыми образованиями, которые проявляют различную степень развития соответственно положению, которое они занимают в соцветии. Тычинки — боковые побеги.

5. Анализ частей зародыша показал, что зародышевая ось есть главная ось побега (ось I порядка). Колеоптиль — семядоля злака. Зародышевый корень есть главный корень растения (корень I порядка). Колеориза — первичный коневой чехлик. Эпибласт — рудиментарная ткань боковой почки. Щиток — функциональная ткань, обеспечивающая развитие зародышевых структур.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-12671).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Батыгина Т. Б.* О возможности выделения нового типа эмбриогенеза // ДАН СССР. Сер. биол. 1968. Т. 181. № 6. С. 1499—1502.

*Данилова М. Ф., Соколовская Т. Б.* Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 337—349.

*Заблуда Г. В.* О фазах формирования генеративных органов у овса // ДАН СССР. 1951. Т. 76. № 6. С. 925—928.

*Кузнецова Т. В.* Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1991. Т. 12. С. 51—174.

*Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П.* Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.

*Куперман Ф. М.* Этапы формирования органов плодоношения злаков. М., 1955. Т. 1. 319 с.

*Курченко Е. И., Седых И. Б.* Морфология соцветий полевиц (род *Agrostis* L.) и ее связь с систематикой рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 54—67.

*Ростовцева З. П.* Основные этапы формирования органов плодоношения овса // Куперман Ф. М. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М., 1955. Т. 1. С. 157—172.

*Рытова Н. Г., Цвелев Н. Н.* О гомологии зародышевой и боковых почек у злаков (*Poaceae*) и природе односемядольности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 1. С. 78—85.

*Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.

*Скворцов А. К.* Еще раз о морфологической природе частей зародыша и проростка злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 96—111.

*Скворцов А. К.* О морфологической природе эпибласта и колосковых чешуй злаков // Систематика и эволюция злаков: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Систематика и эволюция злаков». Краснодар, 1991. С. 110—122.

*Скворцов А. К., Костина М. В.* О морфологии и гомологиях профиллов // Систематика и эволюция злаков: Матер. междунар. совещ. Краснодар, 1994. С. 72—77.

*Смирнов П. А.* Морфологические исследования злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 6. С. 71—75.

*Смирнов П. А.* Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Терр. гос. заповедника. 1958. Вып. 2. 246 с.

*Соколовская Т. Б.* О природе колеоризы // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1773—1784.

*Сурков В. А.* Онтогенез и морфологическая природа членов цветка у злаков // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 8. С. 1134—1143.

*Цвелев Н. Н.* О природе частей зародыша злаков (*Poaceae*) в связи с происхождением односемядольности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 3. С. 68—75.

*Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

*Цвелев Н. Н.* О строении зародыша злаков (*Poaceae*) // Систематика и эволюция злаков: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Систематика и эволюция злаков». Краснодар, 1991. С. 137—138.

*Цвелев Н. Н.* Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

*Чайлахян М. Х.* Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., 1958. 77 с.

*Эзау К.* Анатомия семенных растений. М., 1980. Т. 2. 558 с.

*Arber A.* The *Gramineae*: a study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934. 480 p.

*Brown W. V.* The morphology of the grass embryo // Phytomorphology. 1960. Vol. 10. P. 215—223.

*McClure F. A.* The bamboos — a fresh perspective. Cambridge, 1966. 347 p.

*McClure F. A.* Genera of bamboos native to the New World. Washington, 1973. 148 p.

*Troll W.* Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 2. 615 S.

*Vegetti A. C.* Contribution to the study of the synflorescence in *Themeda* Forssk. (*Andropogoneae—Poaceae*) // Beitr. Biol. Pflanzen. 1992. Bd 67. H. 2. S. 251—258.

*Vegetti A. C., Tivano J.* Synflorescence in *Schyzachyrium microstachyum* (*Poaceae*) // Beitr. Biol. Pflanzen. 1991. Bd 66. H. 1. S. 165—178.

*Vegetti A. C., Pensiero J.* Tipologia de la inflorescencia de *Panicum* seccion *Panicum* (*Poaceae* : *Paniceae*) // Bol. Soc. Argent. Bot. 1993. Vol. 29. N 1—2. P. 7—10.

*Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praha, 1910. T. 3. S. 734—1211.

*Weberling F.* Typology of inflorescences // J. Linn. Soc. Bot. 1965. Vol. 59. N 378. P. 215—221.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 17 III 1997

SUMMARY

The structure of the vegetative organs of shoot and inflorescence in *Agrostis tenuis* Sibth. (*Poaceae*) are studied topologically. The analysis of the floral morphology and of the embryo from the point of view of metamerical structure of grass shoot is given.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 561.6/.9(116.3) : 581.331.2

© В. Ф. Тарасевич, А. Ф. Хлонова

## УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *BOREALIPOLLIS BRATZEVIAE* (*DICOTYLEDONES*) ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

V. F. TARASEVICH, A. F. CHLONOVA. ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES OF POLLEN GRAINS OF *BOREALIPOLLIS BRATZEVIAE* (*DICOTYLEDONES*) FROM THE UPPER CRETACEOUS DEPOSITS OF WESTERN SIBERIA

Проведено детальное исследование пыльцевых зерен *Borealipollis bratzeviae* из верхнемеловых отложений Сибири с использованием не только светового микроскопа, но и электронных — сканирующего и трансмиссионного. Особенности ультраструктуры экзины пыльцевых зерен *B. bratzeviae* позволяют сделать вывод о сочетании в ее строении черт анемофилии и энтомофилии. С одной стороны, экзина характеризуется однородным нерасчлененным тектумом с редкими, узкими каналами со слабо бугорчатой или волнистой поверхностью, что позволяет предположить наличие ветроопыления; и с другой стороны, своеобразное строение колумеллятного слоя, сложенного регулярно расположенными, длинными, довольно часто дихотомически ветвящимися колумеллами, свидетельствует в пользу насекомоопыления. При сравнении ископаемой пыльцы с пыльцой современных растений из семейства протейных выявлено определенное внешнее сходство, ранее отмеченное А. Ф. Хлоновой (1979). Однако при более детальном сравнении обнаружены существенные различия, в частности, в строении апертур, характере тектума, строении колумелл и структуре эндэкзины, не позволяющие усмотреть генетическую связь ископаемой и современной пыльцы.

В верхнемеловых отложениях Западной Сибири встречается пыльца прекрасной сохранности, принадлежащая различным таксонам цветковых растений. Из этих отложений А. Ф. Хлоновой (1976, 1977, 1979 и др.) был описан целых ряд новых видов и родов, характеризующихся весьма разнообразным комплексом морфологических признаков пыльцы. Это разнообразие выражается в строении основных ее элементов: форме пыльцевых зерен, характере апертур, их числе, а также скульптуре поверхности. Указанные признаки являются ведущими при сравнении ископаемой пыльцы с современной для установления возможных генетических связей и на этом основании систематического положения вымерших таксонов. Дополнительным признаком, имеющим не менее важное значение при сравнительно-морфологических исследованиях фоссильной и современной пыльцы, является ультратонкое строение экзины, т. е. число слагающих ее слоев, их структура, а также поведение как в неапертурной области, так и в районе апертуры, выявляемое при изучении в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ). Комплексное исследование признаков пыльцевых зерен с помощью светового микроскопа (СМ), сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и ТЭМ позволяет более уверенно высказать суждение о родственных связях продуцировавших их таксонов при сравнении признаков фоссильной и современной пыльцы и, возможно, определить место ископаемого таксона в системе цветковых растений.

В верхнемеловых (сенон) отложениях Западной Сибири и Дальнего Востока Хлоновой (1979) был описан новый род и вид пыльцы *Borealipollis bratzeviae* Chlonova («bratzevae»), принадлежащий двудольным растениям. Позже пыльца этого таксона была обнаружена и в верхнемеловых отложениях Узбекистана (Хлонова, Швецова, 1985). По мнению Хлоновой, ареал распространения рода *Borealipollis* в

позднемеловое время был весьма обширным, о чем свидетельствуют находки пыльцы этого рода не только в Сибири и на Дальнем Востоке, но и в Казахстане и Средней Азии, а также, по-видимому, в Монголии и Китае. Основой описания пыльцы нового таксона *B. bratzeviae* явилось исследование ее с помощью СМ (Хлонова, 1979). Результаты предпринятого нами дополнительного изучения пыльцы этого вида из местонахождения на р. Тяжин в Западной Сибири с помощью СЭМ и ТЭМ, изложенные в настоящей статье, дают дополнительные сведения для понимания весьма своеобразной морфологии пыльцы этого рода.

Пыльцевые зерна *B. bratzeviae* встречаются в препаратах обычно в полярной проекции, что связано не только с их фоссилизацией, но и с формой зерна, которое имеет короткую полярную ось и поэтому может быть определено как сплющенное (табл. I, *1—6*). Размеры экваториального диаметра довольно сильно варьируют — от 40 до 48 мкм. В полярной проекции зерно имеет треугольную форму с прямыми или слегка выпуклыми сторонами. Апертуры бороздовидные, короткие, довольно глубокие. Экзина толстая, 4—6 мкм, тектатно-колумеллятная (табл. I, *2*).

При исследовании в СЭМ поверхность тектума в полярной области сглаженно-бугорчатая или бугорчатая с переходом в волнистую (табл. I, *7, 8*). На одном из полюсов пыльцевого зерна наблюдается ослабленная зона, образованная в результате отсутствия некоторой части покрова, которая, по-видимому, соответствует тетрадному рубцу. Интересно отметить, что по краю этой зоны можно видеть хорошо сохранившиеся орбикулы в виде крупных шаровидных глобул, расположенных на поверхности тектума (табл. I, *8*).

Изучение экзины на ультратонких срезах показывает, что эктэкзина хорошо отличается от эндэкзины по степени окрашивания: эндэкзина окрашена более контрастно, чем эктэкзина. Эктэкзина трехслойная, состоящая из тектума, колумелл и подстилающего слоя (табл. II, *1—6*; III, *1—7*). Тектум по сравнению с нижележащими слоями эктэкзины довольно тонкий, около 0.5 мкм толщ., гладкий, непрерывный, иногда со слабо заметными узкими радиальными каналами (табл. III, *6*), инфратектатный слой представлен длинными, расставленными колумеллами, часто дихотомически ветвящимися в верхней части (табл. II, *2, 3, 5*). Толщина его в районе мезокольпиумов около 2.5 мкм. На поперечных срезах видно, что колумеллы в сечении округлые, 0.5 мкм в диам. (табл. II, *6*; табл. III, *3, 4*). По направлению к апертурам они заметно укорачиваются. Подстилающий слой гомогенный, мощный, в 2—4 раза толще тектума. Эндэкзина в виде более темного слоя прилегает к подстилающему слою и имеет неоднородное строение. Она состоит как бы из двух слоев, граница между которыми неотчетлива. Это гомогенная мощная наружная ее часть, контактирующая с подстилающим слоем, и внутренняя — в виде тонкого слоя, местами крупногранулярного, что особенно хорошо прослеживается в районе мезокольпиумов, где наряду с редкими гранулами эндэкзина становится как бы прерывистой (табл. II, *2, 5*; табл. III, *2*). В предапертурном районе эндэкзина резко обрывается, образуя при этом мощное утолщение, подстилающее камеру или вестибулум, ограниченный снаружи слоем эктэкзины в виде купола (табл. III, *1, 5, 7*).

При тщательном анализе ультратонкого строения экзины обращают на себя внимание две особенности, которые могут помочь при реконструкции способа опыления ископаемого рода *Borealipollis*. Первая особенность — это наличие непрерывного тектума, пересеченного редкими узкими каналами; вторая особенность — это довольно специфическое строение инфратектатного слоя. Пыльцевые зерна вымершего рода имеют сравнительно крупные размеры, волнистую или слабо бугорчатую поверхность экзины и апертуры в виде борозд. Характер поверхности экзины может указывать на принадлежность их к ветроопыляемым растениям. Кроме этой ультраструктурной особенности эктэкзины сходство с ветроопыляемыми растениями проявляется и в общем плане строения пыльцевого зерна, а именно сплющенно-сфероидальной форме, треугольном очертании в полярной проекции. Эти черты в целом сближают род *Borealipollis* с семействами группы *Amentiferae*, такими как, например, *Betulaceae, Juglandaceae* (*Carya, Oreamunea, Alfaroa*), *Myricaceae, Casuarinaceae.*

Однако другая особенность, проявляющаяся в строении инфратектатного слоя, не подтверждает этого родства. Пыльцевые зерна вышеперечисленных семейств, с которыми в определенной степени можно было бы сопоставить ископаемый род, имеют короткие, простые, неветвящиеся колумеллы, часто грануловидные, овальной или округлой формы. У *B. bratzeviae*, как уже указывалось ранее, инфратектатный слой образован длинными, тонкими, дихотомически разветвленными в верхней части колумеллами. Наблюдаемая особенность в строении колумелл у вымершего рода дополняется и иным характером структуры эндэкзины, которая у представителей сережкоцветных представлена однородным слоем, протягивающимся от апертуры к апертуре (Takeoka, Stix, 1963; Stone, Broome, 1971, 1975; Kedves, Pardutz, 1973; Coetzee, Praglowski, 1984) или иногда у некоторых родов отсутствующим в межапертурном районе и появляющимся только в предапертурной области, как это было установлено J. Praglowski (Coetzee, Praglowski, 1984) для рода *Myrica*.

Как совершенно очевидно свидетельствуют ультратонкие срезы через экзину, у позднемелового рода *Borealipollis* эндэкзина имеет неоднородное строение и сложена двумя слоями: гомогенным наружным и крупногранулярным внутренним, которые протягиваются от апертуры к апертуре. Описанные особенности ультраструктуры экзины свидетельствуют, по всей вероятности, о двойственном характере опыления, который был присущ растениям, производившим пыльцу подобного строения. Однородный, сплошной, нерасчлененный тектум, редкие и узкие радиальные каналы и бугорчатая или волнистая поверхность пыльцевого зерна позволяют предположить наличие ветроопыления у позднемелового рода *Borealipollis*. Однако весьма своеобразное строение колумеллятного слоя, сложенного длинными, расставленными, регулярно расположенными, дихотомически ветвящимися колумеллами, не является характерным для ветроопыляемых растений и свидетельствует в пользу насекомоопыления. Таким образом, внутренняя структура экзины сочетает в себе черты как энтомофилии, так и анемофилии.

Возможно, предковые формы *Borealipollis* обладали в той или иной степени перфорированным тектумом, частичное отсутствие которого можно наблюдать на одном из полюсов, где располагается тетрадный рубец, описанный Хлоновой (1979) при изучении морфологии пыльцевых зерен в СМ. Исследование этой части экзины пыльцевого зерна с помощью СЭМ выявило более разреженную зону, образованную за счет частичной редукции тектума. Редукция перфорированности у возможных предковых форм и развитие непрерывного тектума могли быть связаны с переходом растений к ветроопылению. В то же время наличие хорошо развитых длинных колумелл, образующих мощный рыхлый слой, в полостях которого легко предположить (по аналогии с современными насекомоопыляемыми цветковыми) наличие трифины или полленкита, полностью исчезающего при ацетолизе и фоссилизации, указывает, скорее всего, на энтомофилию. Таким образом, пыльца *Borealipollis* представляет подвинутый в эволюционном отношении тип, свидетельствующий об адаптации ее как к ветро-, так и насекомоопылению.

Среди известной в литературе ископаемой пыльцы наибольшую близость род *Borealipollis* проявляет с пыльцой формального рода *Betpakdalina*, описанного Е. Д. Заклинской (1966) из одновозрастных отложений Центрального и Южного Казахстана. Этот род чрезвычайно интересен по своей морфологии и, как нам представляется, весьма сборный. Судя по приведенным Заклинской микрофотографиям и рисункам представителей рода *Betpakdalina*, наибольшее сходство с исследованным нами родом *Borealipollis*, по нашему мнению, имеет *Betpakdalina triangulata* Ponomarenko et Perfilieva. Однако мы не можем дать полноценное сравнение, так как автор не приводит морфологического описания этого вида. В работе имеется лишь указание о месте его нахождения и две микрофотографии пыльцевого зерна, выполненные при разных фокусировках светового микроскопа.

Детальное изучение всех характеристик пыльцевых зерен *Borealipollis* с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ позволяет более надежно сравнить эту пыльцу с пыльцой некоторых современных семейств, таких как, например, *Proteaceae*, с которыми, как было

замечено ранее (Хлонова, 1979), имеется определенное сходство. Проявляется оно прежде всего в том, что пыльцевые зерна этих таксонов сопоставимы по размерам, форме и очертанию как в полярной, так и экваториальной проекциях. Для сравнения были использованы описания пыльцы представителей этого семейства в работах G. Erdtman (1953), выполненные на основе светооптического изучения, а также S. Feuer (1989, 1990), где приведены данные, полученные при изучении пыльцы с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ, что позволяет сопоставить их во всех деталях. Несмотря на очевидное определенное внешнее сходство ископаемой и современной пыльцы, можно констатировать значительные различия между ними. Прежде всего они проявляются в строении апертур, которые всегда поровые у представителей *Proteaceae* (в отличие от бороздных у верхнемелового рода), в характере тектума, в той или иной степени перфорированного у протейных и сглаженно-бугорчатого, без перфораций у Borealipollis, а также в строении колумелл, простых и коротких у протейных и длинных и дихотомически ветвящихся у *Borealipollis*. Обращает на себя внимание и строение эндэкзины у современной пыльцы. Она очень тонкая, прерывистая, мелкогранулярная или ламеллятно-гранулярная, часто редуцированная в межапертурном районе и приуроченная только к апертуре. При этом, отличаясь структурно от эндэкзины ископаемого рода, она по-иному ведет себя в предапертурной области: протягиваясь вплоть до апертурного отверстия, эндэкзина у протейных не образует вестибулума или камеры, отчетливо прослеживаемой у *Borealipollis* (табл. III, *5, 7*), у которого эндэкзинный слой, не доходя некоторое расстояние до апертуры, сильно утолщается и резко обрывается, подстилая вестибулум.

Итак, позднемеловая пыльца *Borealipollis* представляет, вероятно, подвинутый в эволюционном отношении тип. Строение экзины и ультраструктурные особенности ее свидетельствуют о двойственном характере опыления, адаптации как к ветро-, так и насекомоопылению.

При общем внешнем сходстве морфологии и ультраструктуры пыльцы позднемелового рода *Borealipollis* и представителей *Proteaceae* имеются существенные различия в строении апертур, характере тектума и строении колумелл, структуре наружного слоя эндэкзины. Такие различия не позволяют усмотреть генетическую связь между сравниваемой ископаемой и современной пыльцой.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Заклинская Е. Д.* Новые таксоны пыльцы покрытосеменных из верхнесенонских отложений Казахстана // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966. С. 121—127.

*Хлонова А. Ф.* Палинологическая характеристика меловых отложений на р. Кие (Западная Сибирь). М., 1976. 102 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 312).

*Хлонова А. Ф.* Первая находка пыльцы *Clavatipollenites* в меловых отложения Западной Сибири // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 115—121.

*Хлонова А. Ф.* Новый род пыльцы покрытосеменных из верхнего мела Сибири и Дальнего Востока // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 129—134.

*Хлонова А. Ф., Швецова Е. М.* Новые находки пыльцы *Borealipollis bratzeviae* Chlonova в верхнемеловых отложениях // Палиностратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири. Новосибирск, 1985. С. 34—40. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 620).

*Coetzee J. A., Praglowski J.* Evidence for the occurence of *Casuarina* and *Myrica* in the Tertiary of South Africa // Grana. 1984. Vol. 23. N 1. P. 23—41.

*Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1953. 539 p.

*Feuer S.* Pollen morphology of *Embothrieae (Proteaceae)*.I. *Buckinghamiinae, Stenocarpinae* and *Lomatiinae* // Grana. 1989. Vol. 28. N 4. P. 225—242.

*Feuer S.* Pollen aperture evolution among the subfamilies *Persoonioideae, Sphalmioideae*, and *Carnarvonioideae* (*Proteaceae*) // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 783—794.

*Kedves M., Pardutz A.* Ultrastructural studies on *Amentiflorae* pollen grains I // Acta Biol. Szeged. 1973. Vol. 19. N 1. P. 19—32.

*Stone D. E., Broome C. R.* Pollen ultrastructure: evidence for relationship of the *Juglandaceae* and the *Rhoipteleaceae* // Pollen et spores. 1971. Vol. 13. N 1. P. 5—14.

*Stone D. E., Broome C. R. Juglandaceae* A. Rich. et Kunth // World Pollen Flora. Stockholm. 1975. Vol. 4. P. 1—35.
*Takeoka M., Stix E.* On fine structure of the pollen walls in some Scandinavian *Betulaceae* // Grana Palynologica. 1963. Vol. 4. N 2. P. 161—188.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт геологии и геофизики СО РАН
Новосибирск

Получено 30 IX 1997

SUMMARY

Pollen grains of *Borealipollis* from the Upper Cretaceous deposits of Siberia were investigated in details by LM, SEM and TEM. Ultrastructural pecularities of pollen exine *B. bratzeviae* allowed to make a conclusion on combination in pollen features characterizing anemophylous and entomophylous taxa. On one side ectexine is composed by monolit and homogeneous tectum crossed by rare narrow canals and its surface is slightly tuberculate or wavy. These data permit to suppose the presence of anemophyly, on other side uncommon arrangement of collumellar layer consisting of regular, long often dichotomically branching upper parts of columellas witness entomophylous character *Borealipollis*. Comparision of fossil pollen with pollen of modern *Proteaceae* plants was shown definite external resemblance which earlier was noticed by A. F. Khlonova (1979). However detal comparision of these taxa has revealcd important differences in structure of aperture, character of tectum, arrangement of columellas and structure of endexine which do not mountain relationship of fossil and modern pollen.

---

УДК 582.264.12 : 576.31 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

**© Т. В. Седова**

# СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. VIII. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *AMPHICHLORIS* (*CHLAMYDOMONADACEAE, CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATIONS OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. VIII. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMIDOMONAS* OF THE *AMPHICHLORIS*-GROUP (*CHLAMYDOMONADACEAE, CHLOROPHYTA*)

Группа *Amphichloris* объединяет виды как со сложным (*Chlamydomonas aculeata*), так и с простым (*C. pseudopertusa*) хромоцентрическим типом организации ядра. Митоз отличается появлением характерной светлой зоны и плотного клубковидного скопления хромосом в поздней профазе; формированием метафазной пластинки из мелких, различающихся по размерам и форме хромосом (n = 7), четкого конусовидного веретена со слабо усеченными полюсами, по-разному ориентированного в клетке; продолжительным существованием межзонального веретена и дифференциацией особого центрального тяжа; расположением сестринских ядер друг против друга по обе стороны клеточной перегородки.

Группа *Amphichloris* включает 18 видов, являясь сравнительно немногочисленной среди 9 групп, на которые подразделяется род *Chlamydomonas* (Ettl, 1983). Водоросли, входящие в состав этой группы, имеют чашевидный или трубковидный хлоропласт, края которого соединены 2 поперечными пластинами с одним пиреноидом в каждой из пластин. Оба пиреноида лежат на одной оси друг под другом. Ядро располагается в передней или задней частях клетки. Кариологические данные о водорослях этой группы *Chlamydomonas* отсутствуют.

Данная статья продолжает серию публикаций, посвященных изучению кариологических особенностей одноклеточных зеленых водорослей, в том числе и

видов *Chlamydomonas*. Цель работы — описание деталей митоза и его особенностей у *Chlamydomonas aculeata*.

## Материал и методика

Объектом исследования стал *Chlamydomonas aculeata* Korschikoff (шт. 2.79). Кроме того, неделящиеся ядра исследовались у *C. pseudopertusa* (шт. 42.72). В скобках указан шифр штаммов из коллекции водорослей Геттингенского университета, любезно предоставленных д-ром U. Schlösser.

Выращивание, подготовку и фиксацию материала проводили по единой для всех исследованных хламидомонад методике (Седова, 1998).

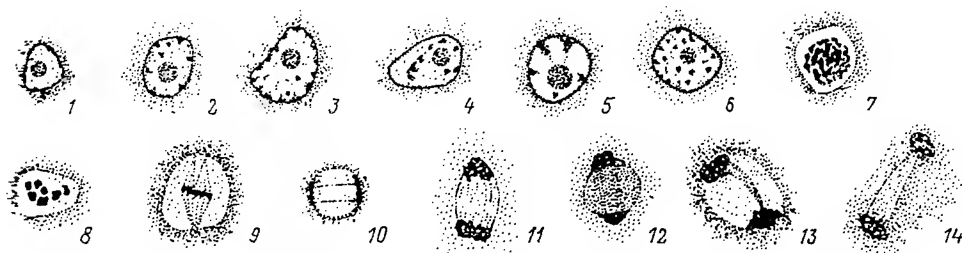
## Результаты и их обсуждение

Ядра *C. aculeata* неправильно-округлой формы, 1.5—2.0 мкм в диам., располагаются преимущественно в задней части клетки под пиреноидом; многочисленные мелкие глыбки хроматина прилегают к ядерной оболочке. Более или менее однородное плотное ядрышко несколько смещено к периферии ядра (см. рисунок, *1*).

Особенности ультраструктуры ядер взрослых вегетативных клеток (период жизненного цикла между остановкой роста клетки-организма и подготовкой ее к делению) сводятся к присутствию характерного, сравнительно широкого, местами сильно разорванного, периферического хроматинового ободка и многочисленных глыбок хроматина по всей нуклеоплазме. Такие ядра относятся к сложному хромоцентрическому типу организации (Седова, 1989). Отличительной особенностью ядер *C. pseudopertusa* является отсутствие хроматинового ободка. Эти ядра имеют простой хромоцентрический тип организации.

У *C. aculeata* при переходе к делению ядро перемещается в среднюю часть клетки и располагается в плоскости длинной оси клетки или у одной из латеральных стенок, увеличивается в размерах, изменяет форму и становится округло-бобовидным, широкоовальным или грушевидным. В ядре происходят преобразования, связанные с конденсацией хроматина. Отмечается преимущественная концентрация хроматина вдоль ядерной оболочки с последующим перемещением его в центральную часть ядра (см. рисунок, *2*—*6*) и постепенным образованием плотного клубковидного скопления хромосом, которое располагается в появляющейся к этому времени характерной светлой зоне (см. рисунок, *7*). Ядрышко к концу профазы становится неразличимым.

В метафазе появляются мелкие хромосомы (n = 7), различающиеся по размерам и форме (см. рисунок, *8*). Четко дифференцированное конусовидное веретено имеет несколько усеченные полюса (см. рисунок, *9*). Если ядро прилегает к латеральной стенке, то его длинная ось ориентируется параллельно длинной оси клетки; если оно находится в центре клетки, то длинные оси веретена и клетка лежат под углом друг к другу.




Последовательные стадии митоза *Chlamydomonas aculeata*.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Анафаза сопровождается расхождением сестринских хромосом в противоположные стороны и формированием межзонального веретена (см. рисунок, *10—14*), нити которого, особенно периферические, сохраняются до поздней телофазы, когда начинают дифференцироваться сестринские ядра.

После разрушения межзонального веретена вновь образовавшиеся ядра сближаются и перемещаются в центр клетки, которая чаще делится поперек. Ядра обычно лежат друг против друга около перегородки. Переход к следующему делению не сопровождается ядерными перемещениями, поэтому все следующие стадии митоза проходят вблизи клеточной перегородки. В метафазе—анафазе веретено каждой клетки располагается параллельно друг другу и клеточной перегородке. Телофаза оказывается очень продолжительной, и 4 рядом лежащих ядра (по 2 с каждой стороны клеточной перегородки) находятся в процессе дифференциации. Цитокинез завершается образованием перегородок, поперечных по отношению к длинной оси веретена, и 4 сестринских округло-квадратных клеток с очень характерным расположением ядер на их концах, обращенных внутрь родительской клетки. Значительно реже митоз сопровождается продольными клеточными делениями и образованием узких сигаровидных клеток, у каждой из которых ядро располагается на заднем конце.

Пиреноид в начале деления обычно лежит над ядром ближе к переднему концу клетки. В метафазе он становится слабо различимым и полностью исчезает к концу телофазы, а вновь появляется после цитокинеза в сестринских клетках.

Таким образом, в группе *Amphichloris* встречаются виды с разными типами ядерной организации (сложным и простым хромоцентрическим). Митоз обнаруживает черты сходства с таковым у исследованных одноклеточных зеленых водорослей. Его своеобразие у *C. aculeata* обусловлено разной локализацией ядра в клетке, появлением особой светлой зоны и характерного плотного клубковидного скопления хромосом, метафазной пластинкой из мелких, морфологически дифференцированных хромосом (n = 7), разной ориентацией веретена по отношению к длинной оси клетки, поздним распадением межзонального веретена и локализацией вновь образовавшихся ядер в центре клетки. В зависимости от положения в поле зрения межзональное веретено имеет разную конфигурацию: от типичной для анафазы (см. рисунок, *14*) до своеобразной (см. рисунок, *13*) в виде более или менее узкого образования. Возможно и такое расположение узкого уплощенного веретена, при котором происходит частичное оптическое наложение составляющих его нитей. В результате возникает эффект плотного тяжа. Подобного рода картина обнаружена нами (Седова, 1972) у *Palmellococcus protothecoides* Krüger (= *Chlorella protothecoides* Krüger). Ранее высказанные соображения относительно природы ее возникновения теперь удалось уточнить. Обращает на себя внимание еще одна деталь, которая была выявлена в ходе проведенного исследования. Оказалось, что место ядра в клетке не является строго зафиксированным. Оно меняется при подготовке к делению, во время и после деления. Следовательно, рассматривать локализацию ядра в клетке в качестве таксономического критерия, как предлагает H. Ette (1983), без указания фазы жизненного цикла не вполне корректно.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. II. Некоторые особенности митоза у *Palmellococcus* // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 1. С. 69—74.

*Седова Т. В.* Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum (Chlorophyta)* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. VI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas yellowstonensis* группы *Sphaerella* (*Chlamydomonadales, Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 50—53.

*Ettl H. Chlorophyta.* I // Süsswasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 V 1997

SUMMARY

The karyological features of *Chlamydomonas aculeata* and the structure of the non-division nucleus of *C. pseudopertusa* were studied by light and transmission electron microscopy.

The nuclei are irregularly roundish about 1.5—2.0µm in diameter with a single almost homogeneous nucleolus in each. The nuclei of *C. aculeata* and *C. pseudopertusa* are respectively complex and simple chromocentric type of organization.

The mitosis follows the normal pattern, although the details of the division shows some unusual features. At the beginning of the division the nucleus moves towards the center of the mature vegetative cell, increases in size and changes its shape. The condensation of the chromatin leads to the formation of chromosomes.

At the late prophase the nucleoles loses their staining and finally disappears, the distinctive light unstainable (clear) zone is revealed and the chromosomes some time show an congregation in the form of a clew.

In the metaphase the chromosomes (n = 7) form the compact equatorial plate. The karyotype consists of chromosomes which distinct in size and shape. The straight taper spindle is formed. The longitudal axes of the spindle and the cell are oriented parallel or at a slight angle to each other.

At the anaphase the interzonal spindle is developed between the groups of sister chromosomes.

During the telophase the collapse of the interzonal spindle is taken place and recently formed sister nuclei are approached each other closely.

At the beginning of the mitosis a remarkable pyrenoid is located above nucleus in the anterior part of the cell. At late telophase the disppearance of the pyrenoid is happened.

---

УДК 582.26 : 581.552 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© Ю. В. Науменко

# ДОМИНАНТЫ ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ОБИ

YU. V. NAUMENKO. DOMINANT SPECIES OF THE PHYTOPLANCTON OF THE OB RIVER

Рассмотрены 9 видов-доминантов фитопланктона р. Оби из отделов зеленых, синезеленых, золотистых и криптофитовых водорослей. Указаны сроки их вегетации, отмечены максимумы и температурные диапазоны развития.

Фитопланктон р. Оби, одной из крупнейших рек мира, включает в себя, по современным данным, 689 видов водорослей (Науменко, 1995). Но лишь 20 из них являются доминантами, формируя от 50 до 100 % общей биомассы. В составе доминирующей группы представители 5 отделов водорослей: диатомовых, зеленых, синезеленых, золотистых и криптофитовых. Диатомовые, лидирующие среди доминантов, здесь рассматриваться не будут: об одном из них — *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim. сообщалось ранее (Науменко, 1996), об остальных будет написано в отдельной работе.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы автора, проведенные практически по всему течению р. Оби во все сезоны года за периоды с 1979 по 1982 г. и с 1985 по 1989 г.

Зеленые водоросли занимают второе место по числу доминантов. Они наиболее обильны в летне-осенний период, но по биомассе имеют меньшее значение, чем диатомовые.

*Pandorina morum* (Müll) Bory — планктонный вид, широко распространен в водоемах России. В р. Оби встречается повсеместно. Из литературных данных известно, что максимум численности этого вида — 4 млн кл/л (Куксн, 1961) — был отмечен в Новосибирском водохранилище, где он вегетировал с июня по сентябрь. В районе г. Колпашево (средняя Обь) вид появлялся в основном во второй декаде июля при температуре 19.8—21.1 °C (следует отметить, что в 1986 г. вид был отмечен

в конце июня при температуре воды 16.5°). Максимум численности наблюдался при высокой температуре (21.3—23.3°) в конце июля—начале августа. При охлаждении воды до 10.1—13.3° (октябрь) вид исчезал из планктона. В маловодном 1987 г. наблюдалась наибольшая численность — 119 тыс. кл/л.

У пос. Белогорье в нижнем течении Оби (1979—1982 гг.) вид вегетировал так же, как и в среднем течении, только развитие вида длилось здесь дольше — до второй декады октября.

По нашим исследованиям, вид *P. morum* встречался почти на всех станциях Оби во все годы исследования, но редко входил в число доминантов. Наибольшая численность отмечалась при высоких значениях температур и невысоких уровнях воды. Подобную вегетацию вида наблюдали в волжских водохранилищах, где он чаще доминировал в маловодные годы при температуре от 21 до 23° и выше (Лаврентьева, 1977).

*Pediastrum duplex* Meyen. — планктонный вид, чрезвычайно широко распространенный в водоемах различного типа: озерах, прудах, реках, водохранилищах. Он был обнаружен практически на всех станциях Оби и во все годы исследования, вегетировал с июня по октябрь, но редко входил в число доминантов.

Появление его в средней Оби у г. Колпашево приурочено к первой декаде июня (11.5—13.2°), а исчезновение — к первой декаде октября (8.0—11.4°). Максимальная численность, которая в отдельные годы варьировала от 100 до 765 тыс. кл/л, наблюдалась в августе при температуре воды 18.3—22.7°. Наибольшего развития вид достигал в маловодном теплом 1987 г., при этом его среднемесячная численность колебалась от 151 до 432 тыс. кл/л (табл. 1).

У пос. Белогорье (нижняя Обь) за период наблюдений в 1979—1982 гг. вид встречался со второй декады июня по вторую декаду октября с максимумом в конце июля—начале августа.

По наблюдениям Г. М. Лаврентьевой (1977), в волжских водохранилищах этот вид доминировал при температуре свыше 20°.

*Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. — широко распространенный вид, встречается в водоемах различного типа. В Оби обитает повсеместно, обнаружен во все годы исследований. Появляется вид в среднем и нижнем течении в первой декаде июня при температуре воды выше 11.5° и исчезает в октябре (5.9—8.2°). Наибольшая численность зафиксирована в конце июля—августе, максимум (311 тыс. кл/л) отмечен в районе г. Колпашево в августе 1987 г. В число доминантов *P. boryanum* входил редко, в основном в маловодные годы и при температуре воды выше 21°. Максимум развития вида в волжских водохранилищах отмечали при прогревании водных масс до 22.0—23.0° (Лаврентьева, 1977; Охапкин, 1994).

*Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. — планктонный вид, чрезвычайно широко распространен как в лотических, так и в лентических водоемах России. Встречается

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячная численность *Pediastrum duplex* в р. Оби у г. Колпашево, тыс. кл/л

| Год | Месяцы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | VI | VII | VIII | IX | X |
| 1985 | — | 106 | 510 | 352 | 35 |
| 1986 | 23 | 147 | 208 | 100 | 12 |
| 1987 | 151 | 207 | 432 | 176 | 33 |
| 1988 | 8 | 68 | 100 | 35 | 18 |
| 1989 | 61 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Примечание. В табл. 1—4: «0» — пробы не отбирали, «—» — вид отсутствовал.

на всем протяжении Оби наиболее часто из всех представителей зеленых водорослей и занимает заметное место в формировании общей биомассы. Вид появляется, как правило, в начале мая (0.2—1.4°), и в течение всего месяца численность не превышает 35 тыс. кл/л. В начале июня (11.5—13.2°) происходит увеличение численности в среднем в 2—4 раза, а максимум приурочен в основном к середине июля—началу августа, когда температура воды поднимается до 19.8—23.3°. Вид в основном заканчивает вегетацию подо льдом в первой декаде декабря, но в отдельные годы его встречали и в январе. За весь период наших наблюдений *S. quadricauda* никогда не отмечали в феврале—марте. В число доминантов входил редко.

Из литературных источников известно, что летом при высоких температурах вид интенсивно вегетировал в реках и водохранилищах: Братском (Кожова, 1970), в волжских и днепровских (Лаврентьева, 1977; Приймаченко, 1981; Охапкин, 1994). Подо льдом в Братском водохранилище (Кожова, 1970) *S. quadricauda* не регистрировали, а появление вида в Чебоксарском водохранилище отмечали при температуре воды 4.3 °С (Охапкин, 1994).

Синезеленые водоросли, занимающие третье место по числу доминантов, в основном представлены летними и летне-осенними видами. Их вегетация приурочена к июню—сентябрю — наиболее теплому периоду и часто носит характер цветения. Исследованные участки Оби различаются по обилию синезеленых и по преобладанию тех или иных форм. Наибольшего развития синезеленые достигают в Новосибирском водохранилище, где в течение всего летне-осеннего периода наблюдается «цветение» воды, причем доминируют *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréd., *A. scheremetieviae* Elenk. В отдельные годы в среднем течении Оби наблюдали интенсивную вегетацию синезеленых водорослей от района выше устья Томи до пос. Каргасок, а в нижнем течении — в районе с. Белогорье.

Прослеживается определенная последовательность появления синезеленых водорослей в планктоне, повторяющаяся в общих чертах из года в год в средней и нижней Оби. Виды *Anabaena flos-aquae* и *A. scheremetieviae* дают вспышку развития в июле—августе. *Aphanizomenon flos-aquae* — в августе—сентябре.

*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs — обитатель планктона евтрофных водоемов, вызывающий «цветение» воды в водохранилищах днепровского (Приймаченко, 1981), волжского (Лаврентьева, 1977) каскадов, а также в Братском, Усть-Илимском (Воробьева, 1981; Биология..., 1987), Красноярском (Чайковская, 1975) и других водохранилищах.

По всей реке *A. flos-aquae* распределен неравномерно. В верхней Оби (до водохранилища) встречается в небольших количествах (Якубова, 1961) вследствие высоких скоростей течения.

В Новосибирском водохранилище вид находили с июня по октябрь с максимумом в июле или в августе. В эти же месяцы в 1959 и 1963 гг. в приплотинном и Бердском заливах насчитывалось 30—40 млн кл/л (Куксн и др., 1972). Вообще в водохранилище интенсивная вегетация этого вида локализуется в заливах и на мелководьях, «цветение» наблюдается почти ежегодно.

В средней Оби у г. Колпашево *A. flos-aquae* — один из массовых видов по численности. Появление его в основном отмечается в первой декаде июля (16.6—20.6°), а исчезновение, как правило, во второй декаде октября (8.0—11.4°). В маловодный и теплый 1987 г. появление *A. flos-aquae* зарегистрировали в последней декаде июня (14.8°), а его выпадение из планктона — в третьей декаде октября (табл. 2). Пик развития чаще всего бывает в сентябре при температуре воды 14.9—16.5°. Наибольшей численности (1954 тыс. кл/л) вид достигал в самый маловодный 1987 г., а в многоводные годы (1985, 1988) численность была в 1.5—2.5 раза меньше.

В нижней Оби на створе у пос. Белогорье в 1979—1982 гг. вегетация вида проходила почти аналогичным образом, только появление *A. flos-aquae* было приурочено к третьей декаде июня при температуре воды 14.0—20.4°, т. е. раньше, чем в среднем течении реки. По-видимому, это связано с выносом данного вида более

ТАБЛИЦА 2

Среднемесячная численность *Aphanizomenon flos-aquae* в р. Оби у г. Колпашево, тыс. кл/л

| Год | Месяцы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | VI | VII | VIII | IX | X |
| 1985 | — | 607 | 411 | 781 | — |
| 1986 | — | 42 | 447 | 456 | 50 |
| 1987 | 52 | 148 | 1402 | 1259 | 52 |
| 1988 | — | 242 | 549 | 472 | 4 |
| 1989 | — | 0 | 0 | 0 | 0 |

теплыми иртышскими водами, где он развивается несколько раньше. Эта водоросль населяет преимущественно самый поверхностный слой воды, глубже 4 м практически не встречается и является теплолюбивым и светолюбивым организмом.

В Обской губе вид находили с невысокой численностью, преимущественно только в южной части губы, ниже он заходит реже из-за высоких значений солености воды.

Вид присутствовал во все годы исследований и по всей Оби. Но участок реки от пос. Каргасок до г. Сургута отличался низкой плотностью популяции этого вида вследствие поступления кислых вод (pH 6.03) из многочисленных притоков. Максимальная численность за период наших наблюдений (8615 тыс. кл/л) была в районе выше устья р. Томь (верхняя Обь) в сентябре 1981 г. Как и остальным доминирующим видам Оби, этой водоросли свойственны межгодовые количественные колебания, которые более ярко выражены в среднем течении реки (табл. 3).

*Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. — планктонный вид, чрезвычайно широко распространен в различных водоемах. На участке от истока до водохранилища в русле встречается с невысокой численностью. В Новосибирском водохранилище вид дает два пика: в июне и в августе (Куксн и др., 1972), вызывая «цветение» воды, которое чаще всего локализуется в заливах и на мелководьях левобережья, в маловодные годы (1963, 1968, 1981, 1982) распространяется и на открытые участки озеровидного расширения, но здесь оно непродолжительно (Куксн, 1973; Куксн, Чайковская, 1985).

По нашим наблюдениям, вид встречается ежегодно, появляется во второй декаде июня (11.5—13.3°) и исчезает из фитопланктона во второй декаде октября (5.9—8.2°). Максимум приходится на август, когда температура воды выше 18°. Исследование вертикального распределения вида в нижней Оби у пос. Белогорье в начале июля 1980 г. показало, что он сосредоточен только в поверхностных горизонтах воды

ТАБЛИЦА 3

Численность *Aphanizomenon flos-aquae* в поверхностном слое Оби (сентябрь), тыс. кл/л

| Станция | Годы наблюдений | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1979 | 1980 | 1981 | 1985 | 1986 |
| Выше Томи | 1661 | 1253 | 8615 | — | 865 |
| Колпашево | 516 | 528 | 2790 | 590 | 332 |
| Каргасок | 394 | 343 | 1171 | 17 | 449 |
| Александровское | 212 | 357 | 656 | 86 | 409 |
| Нижневартовск | 191 | 170 | 245 | 69 | 193 |
| Сургут | 190 | 168 | 125 | 36 | 163 |
| Белогорье | 55 | 79 | 742 | 57 | 570 |

(от 0 до 2 м), к середине июля достигает практически равномерного распределения по вертикали, за исключением придонного слоя на глубине около 12 м, где не был обнаружен. *A. flos-aquae* находили во все годы исследований и на всех участках реки. Наибольшая вегетация отмечена у г. Колпашево в 1987 г. В число доминантов вид входил редко и не во все годы. В планктоне Обской губы *A. flos-aquae* обнаружен в южной части в небольшом количестве, в средней части губы — единично (Киселев, 1970; Солоневская, 1972).

По наблюдениям Н. В. Кондратьевой (1972), в Днепре и днепровских водохранилищах при температуре воды до 15 °С концентрация вида невысока, при повышении температуры до 20° этот вид вызывал «цветение» воды. Значительная вегетация данного вида в интервале температур от 19 до 21.6° была отмечена Г. М. Лаврентьевой (1977) в волжских водохранилищах.

*Anabaena scheremetieviae* Elenk. — планктонный вид, обитающий в водоемах самого различного типа. В массе развивается только в Новосибирском водохранилище и в некоторые годы — ниже г. Новосибирска, где в июле—августе входил в число доминантов (Кукси и др., 1972; Кукси, 1973; Кукси, Чайковская, 1985). За период наших исследований вид появлялся в средней и нижней Оби в июле, когда температура воды была выше 18.3°, максимум отмечали в августе, а в сентябре вид уже отсутствовал. В доминирующий комплекс входил очень редко. Встречался крайне спорадически по всей реке, а в отдельные многоводные годы (1979, 1980, 1988) его вообще не находили в Оби. Из литературных данных явствует, что вид имеет максимум своего развития при температуре воды 18—22° (Кожова, 1970; Лаврентьева, 1977).

Золотистые водоросли играют значительную роль по биомассе в весеннем и раннелетнем планктоне, но в качестве доминанта удалось выявить лишь один вид.

*Dinobryon divergens* Imh. — вид широко распространен в водоемах различного типа: прудах, озерах, реках, водохранилищах.

Это единственный вид из золотистых водорослей, который встречался по всей реке (Науменко, 1992а), но в число доминантных форм входил редко, главным образом в среднем и нижнем течении реки. В распределении *D. divergens* по реке отчетливо выражена пятнистость. Вид встречается далеко не на всех станциях, даже расположенных на небольшом расстоянии друг от друга. Меньше всего его находили на участке верхней Оби, особенно от г. Новосибирска до устья р. Томь. Наибольшую же численность отмечали от г. Колпашево до пос. Белогорье, т. е. во всем среднем течении реки. Данному виду свойственны годовые колебания, численность его в 1979 г. составила 36 тыс. кл/л, в 1980 г. — 82, в 1981 г. — 19, в 1985 г. — 284, в 1986 г. — 403, в 1988 г. — 242, в 1989 г. — 246 тыс. кл/л. Максимальную численность (535 тыс. кл/л) наблюдали в 1987 г. в районе г. Колпашево (Науменко, 1992б).

В подледный период *D. divergens* встречался редко, в мае при низких температурах его также очень мало, наибольшая численность отмечена в июне (табл. 4) при

ТАБЛИЦА 4

Среднемесячная численность *Dinobryon divergens* в р. Оби у г. Колпашево, тыс. кл/л

| Год | Месяцы | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
| 1985 | 0 | 0 | 53 | 28 | 1 | 29 | — |
| 1986 | 3 | 27 | 214 | 47 | — | 11 | 8 |
| 1987 | 1 | 11 | 317 | 9 | — | 4 | — |
| 1988 | — | 15 | 64 | 15 | — | 13 | 18 |
| 1989 | — | 11 | 102 | 0 | 0 | 0 | 0 |

температуре воды 12—18.2° в годы со средней водностью (1986, 1987) и в маловодный 1989 г. При подъеме температуры воды выше 20° *D. divergens* исчезает из планктона и практически отсутствует в июле и августе. Температурный диапазон интенсивной вегетации вида, по нашим наблюдениям, лежит в интервале 12.0—18.2°. Подобную вегетацию *D. divergens* наблюдали в реках: Бол. Невка (Воронихин, 1931), Нева (Раскина, 1968), Vellowknefe (Канада) (Moore, 1978); в водохранилищах: Братском (Кожова, 1970), Иркутском (Кобанова, Обухова, 1985), Вилюйском (Васильева, Ремигайло, 1982). В Новосибирском водохранилище в районе Бердского залива высокую численность *D. divergens* отмечали М. С. Куксн с соавт. (1972) в июле—августе 1957 и 1958 гг.

Из криптомонад только один вид входил в число доминантов — *Cryptomonas czosnowskii* J. Kiss. Этот планктонный вид до настоящего времени не был зарегистрирован в водоемах бывшего СССР, а определен из прудов и сфагновых болот Польши (Киселев, 1954; Матвіенко, Литвиненко, 1977). В фитопланктоне Новосибирского водохранилища вид отмечен впервые в 1981 г. (Куксн, Чайковская, 1985), где он вегетировал с последней декады мая, когда температура воды достигала 12—15°, по декабрь. Наибольшая численность и биомасса вида были зафиксированы М. С. Куксн и Т. С. Чайковской (1985) в августе 1981 г. в Ордынском заливе водохранилища.

Таким образом, за годы исследования 9 видов водорослей (исключая диатомовых) входили в число доминантных, формируя от 25 до 60 % общей биомассы. Их удельный вес по численности и биомассе менялся по всей акватории реки и по сезонам. Для разных сезонов года свойствен определенный набор доминантов, что связано с различным характером биологического цикла развития отдельных видов. Водоросли-доминанты по степени их приуроченности к определенному сезону можно разделить на следующие комплексы. Вид, вегетирующий в массе весной, — *Dinobryon divergens* Imh.; виды летнего периода — *Cryptomonas czosnowskii, Pandorima morum* (Müll.) Bory, *Pediastrum duplex* Meyen., *P. boryanum* (Turp.) Menegh., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréd.; виды, доминирующие в летне-осенний период, — *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. scheremetieviae* Elenk.

Почти все виды доминирующего комплекса фитопланктона Оби являются также доминантами в других реках и водохранилищах, например Днепре, Волге, Иртыше, Ангаре и Лене.

Отличительной особенностью доминирующего комплекса Оби является преобладание *Cryptomonas czosnowskii* из криптофитовых в Новосибирском водохранилище. В отдельные годы этот вид интенсивно вегетировал, что не отмечалось в других водохранилищах. Возрастание роли криптомонад, обладающих смешанным типом питания, свидетельствует о возросшем поступлении в водоем органических соединений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-11010).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Биология* Усть-Илимского водохранилища. Новосибирск, 1987. 261 с.

*Васильева И. И., Ремигайло П. А.* Водоросли Вилюйского водохранилища. Якутск, 1982. 115 с.

*Воробьева С. С.* Фитопланктон Братского водохранилища. Новосибирск, 1981. С. 3—51.

*Воронихин Н. Н.* Фитопланктон (excl. *Bacillariales*) р. Большой Невки в период 1923—1926 гг. // Тр. Бот. сада АН СССР. 1931. Т. 44. С. 164—236.

*Киселев И. А.* Пирофитовые водоросли. М., 1954. 212 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6).

*Киселев И. А.* О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1 (3). С. 41—54.

*Кобанова Г. И., Обухова Н. И.* Современное состояние фитопланктона предплотинной части Иркутского водохранилища // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 791—799.

*Кожова О. М.* Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970. С. 26—160.

*Кондратьева Н. В.* Морфология и систематика гормогониевых водорослей, вызывающих «цветение» воды в Днепре. Киев, 1972. 150 с.

*Куксн М. С.* Распространение и сезонное развитие фитопланктона в Новосибирском водохранилище в первые годы его заполнения (1957—1958 гг.) // Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1961. Вып. 7. С. 51—63.

*Куксн М. С.* О периодичности развития синезеленых водорослей в Новосибирском водохранилище // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 90—95.

*Куксн М. С., Левадная Г. Д., Попова Т. Г., Сафонова Т. А.* Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2 (4). С. 3—44.

*Куксн М. С., Чайковская Т. С.* Фитопланктон Новосибирского водохранилища (1981—1982 гг.) // Тр. Западно-Сибирского регионального НИИ. М., 1985. Вып. 70. С. 61—76.

*Лаврентьеа Г. М.* Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада. Л., 1977. 169 с.

*Матвієнко О. М., Литвиненко Р. М.* Пірофітові водорості — *Pyrrophyta* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1977. Т. 3. Ч. 2. 386 с.

*Науменко Ю. В.* Видовой состав золотистых водорослей // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 2. С. 65—69.

*Науменко Ю. В.* О золотистых водорослях среднего течения р. Обь // Сиб. биол. журн. 1992б. № 5. С. 76—81.

*Науменко Ю. В.* Водоросли фитопланктона реки Оби. Новосибирск, 1995. 55 с.

*Науменко Ю. В.* Развитие доминанта *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim. в Оби // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод: Тез. докл. на Всерос. конф. Ярославль, 1996. С. 73—74.

*Охапкин А. Г.* Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 274 с.

*Приймаченко А. Д.* Фитопланктон Днепра и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 278 с.

*Раскина Е. Е.* Фитопланктон и обрастания реки Невы и ее притоков // Загрязнение и самоочищение реки Невы. Л., 1968. С. 168—192.

*Солоневская А. В.* Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовья Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2 (4). С. 51—70.

*Чайковская Т. С.* Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1975. С. 43—91.

*Якубова А. И.* Основные черты водорослевой растительности реки Оби в ее верхнем течении // Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1961. С. 65—79.

*Moore J. W.* Distribution and abundance of phytoplankton in 153 lakes, rivers and pools in the Northwest Territories // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. N 15. P. 1765—1773.

**Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН
Новосибирск**

**Получено 9 VII 1997**

SUMMARY

Nine dominant species of phytoplancton of the Ob river including green, blue-green, golden and cryptophytous algae are considered. Periods of vegetation, maximum and temperature ranges of their development are recorded.

---

УДК 582.998 : 581.331.2 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© И. Ю. Бовина, С. В. Полевова

# ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CENTAUREA (ASTERACEAE)*

I. Yu. BOVINA, S. V. POLEVOVA. THE PALYNOMORPHOLOGICAL STUDY OF SOME *CENTAUREA SPECIES (ASTERACEAE)*

Изучены пыльцевые зерна 18 видов рода *Centaurea*, встречающихся на территории европейской части России, в том числе у 6 видов пыльца описана впервые. На основании исследования морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен методами световой и электронной (сканирующей и трансмиссионной) микроскопии выделены и описаны 3 палинотипа: Psephellus (6 видов), Jacea (11 видов), Centaurea (1 вид). Каждый палинотип характеризуется устойчивым комплексом микро- и макроморфологических признаков строения пыльцевого зерна. В качестве важнейших признаков для выделения палинотипов приняты число и степень развития столбиковых слоев, форма и размер столбиков, характер надпокровных образований. Обсуждена морфологическая природа экваториального пояска.

Род *Centaurea* L. — один из крупных в семействе *Asteraceae* Dumort. Он занимает центральное положение в подтрибе *Centaurinae* трибы *Cardueae*. Установление границ таксонов в данной группе, как и у многих сложноцветных, встречает большие трудности. Здесь наряду с карпологическими признаками, ведущими при выделении родов, большое значение может иметь и строение пыльцы. Палиноморфология рода *Centaurea* давно привлекала внимание многих исследователей. В 2 крупных палиноморфологических обзорах (Wagenitz, 1959; Аветисян, 1964), посвященных 200—300 видам *Centaurea* и близких родов, выявлено основное многообразие строения пыльцевых зерен *Centaurea* s. l. G. Wagenitz (1959), используя такие признаки, как размеры и форма пыльцевых зерен, характер скульптуры поверхности, строение экзины, размеры борозд, наличие экваториального пояска, описал следующие палинотипы: Serratula, Crupina, Centaurium, Jacea, Scabiosa, Dealbata, Montana и Cyanus. Е. М. Аветисян (1964), обратив особое внимание на строение апертур, выделила типы пыльцевых зерен, в основном совпадающие с приведенными G. Wagenitz (1959): Jacea, Centaurium, Scabiosa, Serratula, за исключением палинотипа Psephellus, в котором она объединила виды, относимые Wagenitz к палинотипам Dealbata и Cyanus. Палинотип Jacea особенно разнообразен по скульптуре поверхности пыльцевых зерен. Это отмечали и Wagenitz, и Аветисян, на этом единственном признаке они основывали более подробное деление одноименного палинотипа на группы. Однако указанные исследования проводились только с помощью светового микроскопа. С применением электронного микроскопа изучены пыльцевые зерна только представителей секций *Eujacea* Hayek (Cusma, Vuerich, 1982) и *Willkommia* G. Blanca (Blanca, 1982), не представленных во флоре России.

Особое внимание в работе уделено ультраструктуре спородермы. У 6 видов васильков (*Centaurea carbonata* Klok., *C. sumensis* Kalen., *C. turgaica* Klok., *C. pseudomaculosa* Dobrocz., *C. micranthos* Gmel., *C. majorovii* Dumb.) пыльцевые зерна были изучены впервые.

## Материал и методы

При изучении морфологии пыльцевых зерен растений степной и лесостепной зон Европейской России нами были просмотрены с помощью светового (СМ), сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов пыльцевые зерна 18 видов васильков. Эти виды, согласно системе рода, принятой во «Флоре европейской части СССР» (Черепанов, 1994), относятся к 6 подродам и 5 секциям и характеризуют почти все многообразие типов строения пыльцевых зерен васильков.

Материалом для исследования послужили палинологические коллекции кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного универ-

ситета — МГУ (ПК) и гербария МГУ (MW). Для каждого образца по общепринятой методике были приготовлены ацетолизированные препараты, на которых проводили измерения с помощью световых микроскопов МБИ-6, NU-2. Электронные микрографии были получены с неацетолизированной пыльцы на СЭМ HITACHI S-405A. Материал для исследований с помощью ТЭМ фиксировали четырехокисью осмия и контрастировали уранилацетатом и свинцом по методу Рейнольдса, затем заливали в эпон. Ультратонкие срезы пыльцевых зерен сфотографированы на микроскопе JEOL JSM-2. В морфологических описаниях мы использовали терминологию Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (1972).

**Исследованные образцы** (звездочкой отмечены виды, изученные с помощью ТЭМ).

Подрод *Centaurea*. **C. ruthenica* **Lam.**: Ульяновская обл., Радищевский р-н, юго-восточнее д. Средниково, 19 VI 1993, Е. Дараган (ПК).

Подрод *Cyanus* (Mill.) Spach. **C. cyanus* **L.**: Московская обл., Нарофоминский р-н, д. Белоусово, сады, 4 IX 1994, И. Черевань (ПК).

Подрод *Jacea* (Mill.) Spach. **C. jacea* **L.**: Московская обл., Солнечногорский р-н, А. Сладков (ПК). **C. phrygia* **L.**: Мордовия, Большеберезниковский р-н, в 10 км южнее д. Симкино, 3 VII 1993, Е. Дараган (ПК). *C. pseudophrygia* **C. A. Mey**: Мордовия, Саранский р-н, р. Чернейка, близ пос. Николаевка, К. Малютин (MW). **C. trichocephala* **Bieb.**: Волгоградская обл., Серафимовичский р-н, правый берег р. Чир, 12 VI 1994, Е. Дараган (ПК).

Подрод *Heterolophus* (Cass.) Spach. *C. carbonata* **Klok.**: Ворошиловградская обл., Славяносербский р-н, в 1.5 км западнее пос. Желтое, степь, 23 V 1989, С. Полевова (MW). *C. marschalliana* **Spreng.**: Луганская обл., Меловской р-н, Стрельцовская степь, С. Язвенко (ПК). *C. sumensis* **Kalen.**: Рязанская обл., Спасский р-н, 4 км южнее пос. Кудом, вейниковый сосновый лес, 15 VI 1983, В. Тихомиров, А. Котов (MW). **C. sibirica* **L.**: а) Башкирия, Дуванский р-н, северо-восточнее с. Мясогутово, 3 VI 1957, Т. Тихонова, Е. Шабанова (MW); б) Челябинская обл., Миасский р-н, Ильменский заповедник, 17 VI 1994, С. Полевова (MW). *C. turgaica* **Klok.**: Челябинская обл., Брединский р-н, в 6 км севернее пос. Амурский, степь, 15 VI 1993, С. Полевова (MW).

Подрод *Lopholoma* (Cass.) Spach. **C. orientalis* **L.** Волгоградская обл., Серафимовичский р-н, хутор Крутовский, 16 VI 1994, Е. Дараган (ПК). **C. scabiosa* **L.**: Мордовия, Большеберезниковский р-н, Симкинское леснничество, 16 VI 1994, Е. Дараган (ПК). *C. apiculata* **Ledeb.**: Воронежская обл., Воробьевский р-н, 24 VII 1992, С. Полевова (ПК).

Подрод *Acrolophus* (Cass.) Spach. **C. diffusa* **Lam.**: Московская обл., ст. Удельная, В. Тихомиров (ПК). **C. pseudomaculosa* **Dobrocz.**: Белгородская обл., Ровеньский р-н, пос. Айдар, мел, 20 VII 1985, В. Тихомиров (MW). *C. micranthos* **Gmel.**: Воронежская обл., Павловский р-н, левый берег Дона, песок, 11 VII 1986, В. Тихомиров (MW). *C. majorovii* **Dumb.**: Воронежская обл., Петропавловский р-н, в 5 км восточнее с. Дедовка, песок, 17 VII 1986, А. Еленевский (MW).

## Результаты и их обсуждение

Результаты промеров сведены в табл. 1.

Пыльцевые зерна видов *Centaurea* 3-бороздно-оровые, от эллипсоидальных до сфероидальных. Борозды узкие, разной длины. Оры довольно крупные, овальные или веретеновидные, часто бывает развит экваториальный поясок. Поры с крыльями, описанные Е. М. Аветисян (1964) у пыльцевых зерен практически всех видов рода *Centaurea*, по нашим наблюдениям, представляют собой крупные, овальные или ромбические оры с экваториально оттянутыми концами, которые часто настолько сближаются, что образуют экваториальный поясок. Wagenitz (1959) использует для обозначения экваториального пояска термин «der Ringfurche», что можно перевести как «кольцевая борозда», а для термина «борозда» использует другое слово, «der Falten», что дословно означает «складка, морщина». Термин «борозда», применяемый Аветисян (1964) к той и другой структуре, создает трудности в понимании природы этих образований. Наши исследования поверхности пыльцевого зерна с помощью СЭМ не выявили на месте так называемой «кольцевой борозды» ни складок, ни морщин. В то же время при изучении препаратов с помощью СМ наблюдаются веретеновидно вытянутые оры, создающие эффект экваториального пояска, который может быть четко выражен или слабо заметен. Л. А. Куприянова и Л. А. Алешина (1972) также описывают оры *C. cyanus* как «широкие, сливающиеся в экваториальную полосу», а S. Nilsson и J. Praglowski (1991) описывают оры у *C. jacea* и *C. cyanus* как «оры, часто сливающиеся боковыми сторонами» (ora often fusing laterally).

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки пыльцы некоторых видов рода *Centaurea*

| Виды | Признаки, мкм | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| *C. apiculata* | 69.4 (54.7—80.0) | 61.0 (50.7—73.0) | 46.5 (43.0—50.0) | 2.0 (1.4—2.3) | 18.0 (16.3—20.0) | 9.5 (7.8—11.9) | 30.8 (25.1—34.6) | 15.9 (13.8—17.5) | 5.2 (4.0—6.9) | 0.4 (0.2—0.5) | 2.6 (2.0—3.3) |
| *C. carbonata* | 44.4 (40.9—46.9) | 39.4 (32.2—44.6) | 24.0 (20.3—27.7) | 1.9 (1.2—2.4) | 6.9 (5.4—8.5) | 8.9 (6.1—14.1) | 24.8 (22.0—28.5) | 14.0 (10.2—22.0) | 5.6 (4.3—6.6) | | |
| *C. cyanus* | 46.4 (44.7—49.0) | 35.7 (34.4—36.9) | 29.2 (27.5—34.4) | 1.6 (1.2—2.0) | 15.2 (12.1—18.1) | 7.3 (5.7—7.9) | 21.0 (18.6—23.6) | | 3.7 (2.7—5.2) | 0.2 | 2.7 (1.3—4.7) |
| *C. diffusa* | 42.8 (38.0—46.7) | 34.7 (30.0—37.3) | 34.5 (33.0—36.0) | 1.5 (1.2—1.6) | 14.0 (12.0—16.0) | 7.0 (6.0—8.0) | 24.8 (21.1—26.7) | 10.4 (9.3—11.8) | 2.8 (2.1—3.9) | 0.7 (0.5—1.1) | 1.6 (1.1—2.3) |
| *C. jacea* | 45.1 (41.7—48.0) | 37.1 (33.3—41.3) | 27.4 (23.3—32.6) | 1.4 (0.9—1.7) | 10.0 (9.0—11.0) | 3.0 (2.0—4.0) | 23.7 (20.9—27.9) | 13.4 (7.8—19.2) | 3.6 (2.4—5.0) | 1.0 (0.8—1.4) | 3.5 (2.0—5.0) |
| *C. majorovii* | 43.9 (40.4—44.0) | 34.2 (33.5—34.4) | 30.3 (28.5—33.8) | 1.3 (1.1—1.7) | 9.2 (7.1—11.6) | 5.7 (4.8—6.7) | 23.1 (19.5—28.7) | 8.8 (6.8—11.5) | 3.2 (2.0—4.2) | 1.1 (0.6—1.4) | 1.9 (1.6—2.2) |
| *C. marschalliana* | 45.6 (36.0—48.1) | 36.1 (32.6—43.0) | 30.0 | 1.6 (1.1—2.5) | 7.0 | 5.0 | 27.5 (24.0—35.2) | 11.9 (7.4—22.8) | 5.1 (2.6—6.9) | 0.4 (0.2—0.6) | 0.9 (0.6—1.0) |
| *C. micranthos* | 42.0 (39.6—44.7) | 34.8 (33.3—36.5) | 33.0 (30.0—36.1) | 1.7 (1.2—2.3) | 14.4 (11.0—18.9) | | 24.4 (20.9—27.0) | 12.5 (10.9—14.3) | 3.3 (2.5—4.3) | 1.5 (1.3—1.7) | 2.9 (2.6—3.5) |
| *C. orientalis* | 62.4 (54.0—64.5) | 50.4 (46.0—59.3) | 43.0 | | 11.5 (10.0—13.0) | 6.5 (6.0—7.0) | | | 7.5 (6.0—9.0) | 0.2 (0.1—0.2) | 2.5 (2.0—3.0) |
| *C. phrygia* | 42.4 (38.8—48.1) | 36.6 (34.4—38.8) | 26.9 (18.8—31.0) | 1.7 (1.4—2.6) | 8.6 | 5.2 (4.5—6.2) | 22.5 (20.2—27.0) | 12.9 (7.6—15.5) | 3.6 (2.8—4.7) | 1.2 (0.6—1.6) | 3.5 (2.5—4.5) |
| *C. pseudomaculosa* | 34.4 (27.5—37.5) | 29.7 (25.0—32.5) | 26.2 (24.0—28.4) | 1.2 (1.1—1.4) | 7.4 (6.8—8.0) | 4.0 (3.0—5.0) | 17.5 (13.3—23.4) | 7.5 (3.1—11.2) | 3.1 (2.1—3.7) | 0.9 (0.7—1.0) | 3.0 (2.0—4.0) |
| *C. pseudophrygia* | 38.3 (37.0—38.7) | 31.8 (30.1—33.3) | 28.4 (23.1—31.8) | 1.3 (1.1—1.6) | 9.0 (7.0—12.6) | 8.5 (5.4—10.2) | 20.3 (18.8—21.4) | 9.1 (5.7—11.5) | 2.8 (2.1—3.7) | 0.9 (0.5—1.6) | 3.4 (2.0—5.0) |
| *C. ruthenica* | 56.5 (51.6—60.2) | 55.0 (51.6—59.0) | 39.6 (34.4—44.7) | | 6.5 (6.0—7.0) | | 49.9 (42.6—60.8) | 38.9 (25.1—45.7) | 5.3 (3.8—7.2) | 6.4 (5.4—7.8) | 15.5 (11.5—21.9) |
| *C. scabiosa* | 58.7 (53.3—62.8) | 46.6 (43.0—52.0) | 38.4 (30.0—46.7) | 1.4 (1.1—2.3) | 11.7 (9.2—13.6) | 8.3 (5.7—10.5) | 24.5 (20.6—28.5) | 15.2 (13.5—17.4) | 4.2 (2.0—6.6) | 0.4 (0.3—0.5) | 2.5 (2.0—3.0) |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Виды | Признаки, мкм | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| *C. sibirica* | 46.8 (41.4—53.3) | 43.2 (39.9—47.6) | 32.7 (29.0—37.8) | 2.3 (1.6—3.1) | 9.5 (5.9—13.5) | 9.9 (6.8—12.6) | 25.4 (18.8—31.0) | 13.2 (10.9—17.5) | 3.0 (2.3—3.9) | | |
| *C. sumensis* | 42.0 (34.6—45.5) | 38.0 (34.6—40.4) | 24.8 (23.2—27.9) | 1.1 (0.8—1.6) | 6.9 (5.9—8.6) | 10.3 (9.1—12.1) | 24.7 (22.1—30.9) | 9.9 (7.5—11.9) | 4.8 (3.7—6.4) | | |
| *C. trichocephala* | 38.0 (37.0—39.6) | 35.8 (35.0—36.5) | 26.1 (23.9—28.5) | 1.6 (0.8—2.3) | 11.8 (10.4—13.0) | 5.9 (5.0—6.8) | 21.6 (19.4—23.0) | 8.8 (4.8—12.3) | 3.3 (2.2—4.7) | 0.5 (0.2—0.7) | 2.0 (1.6—2.8) |
| *C. turgaica* | 42.9 (38.7—48.3) | 37.4 (33.4—41.8) | 25.5 (22.4—29.1) | 1.8 (1.1—2.5) | 10.0 (9.3—11.6) | 5.9 (4.2—7.8) | 24.2 (20.7—28.8) | 7.6 (6.7—8.6) | 5.1 (2.9—6.4) | | |

Примечание. Признаки: 1 — полярная ось; 2 — экваториальный диаметр; 3 — длина борозды; 4 — ширина борозды; 5 — экваториальный диаметр оры; 6 — меридиональный диаметр оры; 7 — ширина мезокольпиума; 8 — расстояние между концами борозд на апокольпиумах; 9 — толщина экзины; 10 — высота шипов; 11 — расстояние между шипами. Приведены средние арифметические значения (в скобках — минимальные и максимальные).

В результате проведенных исследований пыльцевые зерна изученных видов можно сгруппировать в 3 палинотипа, характеристики которых приведены ниже.

**I. Палинотип Psephellus** (рис. 1).

*C. cyanus* (ТЭМ), *C. carbonata, C. marschalliana, C. sibirica* (ТЭМ), *C. sumensis, C. turgaica* (см. таблицу-вклейку, *5, 6*; рис. 2, *1, 2*).

**СМ.** Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, от эллипсоидальных до широкоэллипсоидальных. Очертания пыльцевых зерен в полярном положении округло-3-лопастные, редко 3-гранные, в экваториальном положении от эллиптических до широкоэллиптических и даже округлопрямоугольных.

Борозды узкие, длинные, с неровными, параллельными на большей части борозды краями, с острыми окончаниями. Мембрана борозд крупнозернистая. Оры крупные, овальные, редко округлые, экваториально вытянутые, часто с веретеновидно оттянутыми концами, которые, соприкасаясь друг с другом, образуют заметный экваториальный поясок.

**ТЭМ.** Интина довольно тонкая, мелкозернистая, во внутренней ее части обнаруживаются электронно-плотные гранулы, отсутствующие под апертурами. В области апертур толщина интины увеличивается в 4—5 раз. Экзина толстая. Эндэкзина несколько толще интины, ламеллятная, плотно прилегает к эктэкзине. Вблизи апертур толщина эндэкзины увеличивается в 3—3.5 раза, ламеллы разрыхляются и искривляются волнообразно. Эктекзина толстая, трехслойная. Подстилающий слой такой же толщины, что и эндэкзина. Внутренний столбиковый слой состоит из крупных, расставленных, в верхней трети ветвящихся столбиков. Наружный столбиковый слой состоит из тонких стерженьков, анастомозирующих в нижней трети и образующих рыхлую сеть. Снаружи стерженьки сливаются в более или менее тонкий покров, пронизанный изредка мелкими перфорациями и увенчанный мелкими расставленными надпокровными шипиками. Вокруг апертур эктэкзина довольно резко сходит на нет. Сначала уменьшается и исчезает внутренний столбиковый слой, затем подстилающий. Наружный столбиковый слой становится рыхлосетчатым и исчезает последним.

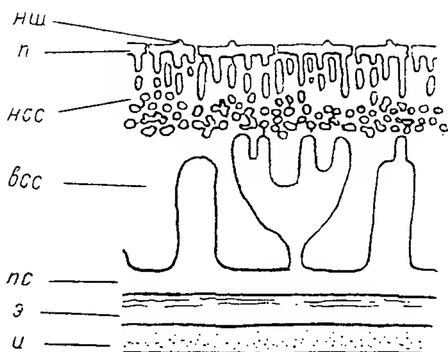



Рис. 1. Схема строения спородермы, палинотип Psephellus.

*всс* — внутренний столбиковый слой, *и* — интина, *нсс* — наружный столбиковый слой, *нш* — надпокровные шипики, *п* — покров, *пс* — подстилающий слой, *э* — эндэкзина.

**СЭМ.** Поверхность экзины ровная, с равномерно расположенными сосочковидными шипиками и пронизана мелкими перфорациями.

**II. Палинотип Jacea** (рис. 3).

*C. orientalis* (ТЭМ), *C. scabiosa* (ТЭМ), *C. apiculata, C. jacea* (ТЭМ), *C. trichocephala* (ТЭМ), *C. phrygia* (ТЭМ), *C. pseudophrygia, C. diffusa* (ТЭМ), *C. pseudomaculosa* (ТЭМ), *C. micranthos, C. majorovii* (см. таблицу-вклейку, *1, 3*; рис. 2, *4—8*).

**СМ.** Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, от эллипсоидальных до почти сфероидальных. Очертания пыльцевых зерен в полярном положении от отчетливо 3-лопастных, почти 3-гранных до слабо 3-лопастных, почти округлых. В экваториальном положении от эллиптических до широкоэллиптических, почти округлых.

Борозды разной длины, щелевидные или расширенные в средней части, различной глубины. Мембрана борозд шероховатая, реже гладкая. Оры крупные, ромбовидные, редко округлые или веретеновидные, экваториально вытянутые, с оттянутыми концами, которые, сливаясь, образуют экваториальный поясок разной ширины.

**ТЭМ.** Интина тонкая, гомогенная или тонкозернистая. Под апертурами она утолщается в 3.5—5 раз. Экзина толстая. Эндэкзина толстая, в 3—4 раза толще интины, ламеллятная в верхней части или гомогенная, плотно прилегает к ниже- и вышележащим слоям. В области апертур ее толщина увеличивается в 1.5 раза. Эктэкзина состоит из довольно толстого подстилающего и столбикового слоев. Столбиковый слой образован тонкими стерженьками, иногда анастомозирующими друг с другом в нижней части и слегка отличающимися сверху и снизу так, что образуется как бы 2 ряда столбиков. Покров разной толщины имеет мелкие перфорации. Вокруг апертур эктэкзина сходит на нет, сначала исчезает пространство между подстилающим и столбиковым слоями, затем столбиковый и последним — постилающий слой. Вся эктэкзина пронизана тончайшими каналами, обычно заполненными электронно-плотным содержимым. В просвете между подстилающим и столбиковым слоями в 3 местах (в области мезокольпиумов) расположены крупные липидно-белковые тела (подушки).

**СЭМ.** Поверхность экзины слабоволнистая, часто с мелкими или крупными перфорациями, ямками и бугорками, от мелкошиповатой (*C. apiculata,* рис. 2, *7*) до шиповатой (*C. pseudophrygia,* рис. 2, *6*). Шипы различных размеров и форм, от довольно крупных широко конических до мелких, сосочковидных, распределены по поверхности густо и равномерно.

**III. Палинотип Centaurea**[1] (рис. 4).

*C. ruthenica* (см. таблицу-вклейку, *4, 7*; рис. 2, *3*).

**СМ.** Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, от эллипсоидальных до сфероидальных. Очертания пыльцевых зерен в полярном положении 3-лопастные, в экваториальном — эллиптические или округлые.

Борозды относительно длинные. Оры овальные, небольшие, экваториально вытянутые, слаборазличимые.

**ТЭМ.** Интина тонкая. Мелкозернистая. Под апертурами ее толщина увеличивается в 10—12 раз. Экзина очень толстая. Эндэкзина значительно толще интины,

[1] Название палинотипа «Centaurium», предложенное раньше, не очень удачно, так как род *Centaurium* относится к сем. *Gentianaceae*. Поэтому мы заменили его на более логичное «Centaurea», оставив прежний вариант только при цитировании работ Wagenitz и Аветисян.

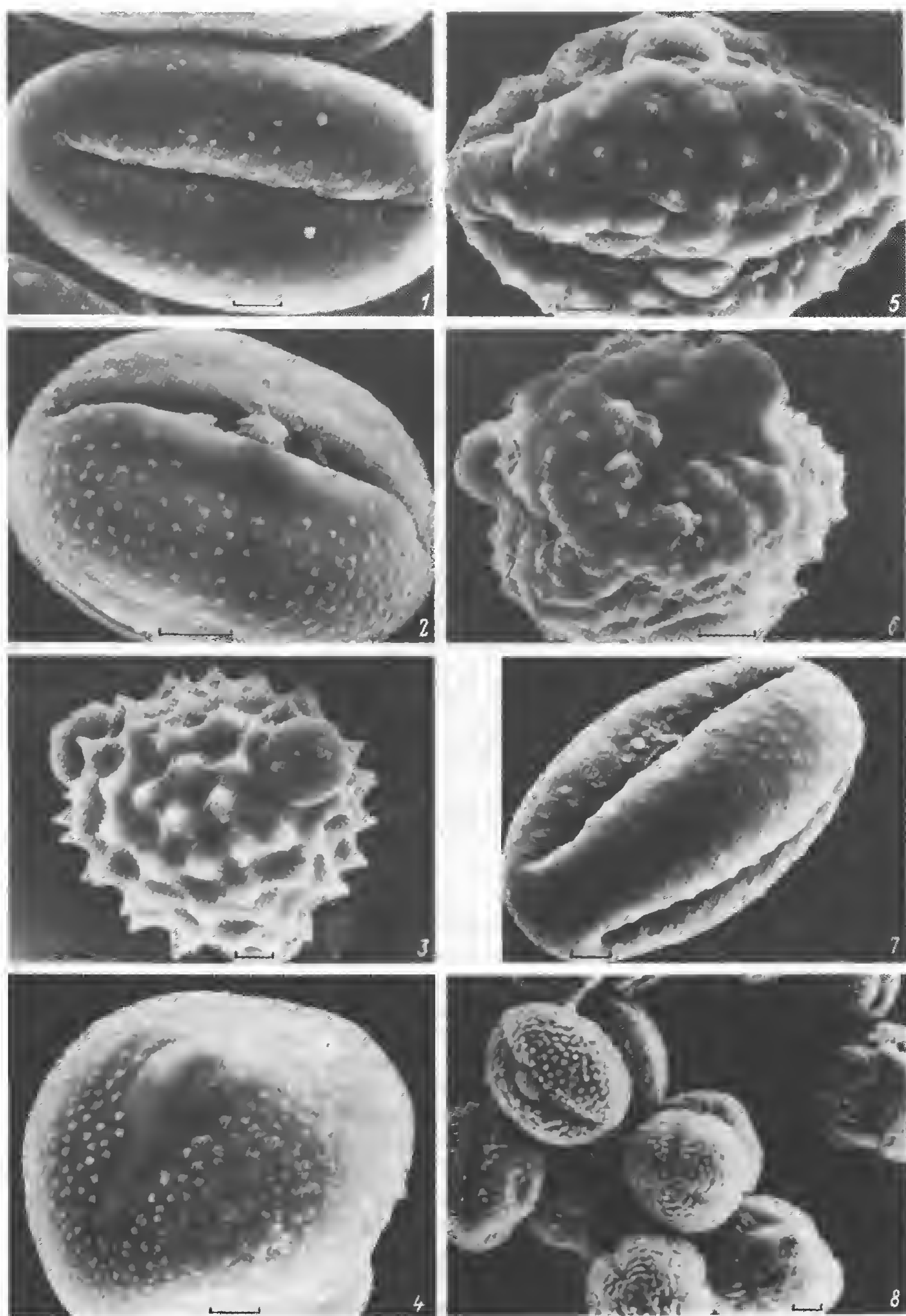



Рис. 2. Пыльцевые зерна (СЭМ).

*1* — *Centaurea sibirica*, *2* — *C. cyanus*, *3* — *C. ruthenica*, *4* — *C. orientalis*, *5* — *C. phrygia*, *6* — *C. pseudophrygia*, *7* — *C. apiculata*, *8* — *C. trichocephala*. Масштабная линейка — 5 мкм.

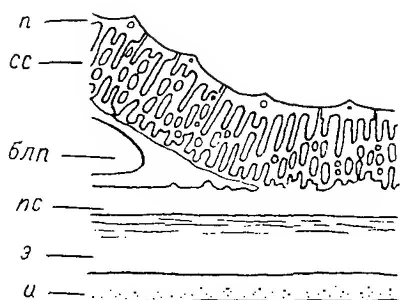



Рис. 3. Схема строения спородермы, палинотип Jacea.

*блп* — белково-липидная подушка, *сс* — столбиковый слой. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

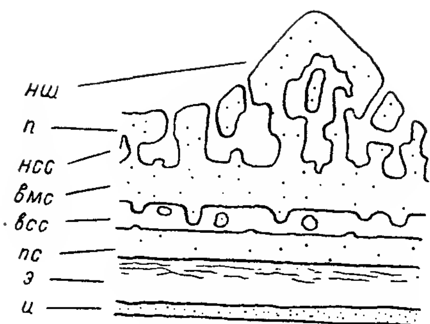



Рис. 4. Схема строения спородермы, палинотип Centaurea.

*вмс* — внутренний монолитный слой. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

светлая, двуслойная, внутренняя часть почти гомогенная, внешняя — ламеллятная. Эндэкзина плотно прилегает к эктэкзине. В области апертур она утолщается в 1.2—1.5 раза, а ламеллы разрыхляются. Эктэкзина толстая, сложноустроенная. Подстилающий слой ровный, немного тоньше эндэкзины. Внутренний столбиковый слой состоит из редких, невысоких, искривленных столбиков, перекрыт толстым, плотным, неперфорированным слоем. Наружный столбиковый слой состоит из высоких столбиков, часто ветвящихся в верхней части и сливающихся в более-менее толстый покров, имеющий перфорации, особенно крупные вокруг шипов. Вся эктэкзина пронизана многочисленными тонкими каналами, заполненными электронно-плотным содержимым. Вокруг апертур эктэкзина исчезает, сначала внутренний столбиковый слой, затем подстилающий и срединный неперфорированный слои. Наружный столбиковый слой и покров становятся рыхлосетчатыми и исчезают в последнюю очередь.

**СЭМ.** Поверхность экзины крупношиповатая. Шипы густо покрывают поверхность пыльцевого зерна, крупные, конические, соединены друг с другом высокими гребнями. Основания шипов пронизаны крупными перфорациями. Между шипами экзина слегка волнистая, с мелкими перфорациями.

Результаты исследования ультратонких срезов оболочек изученных нами пыльцевых зерен *Centaurea* позволяют выделить 3 палинотипа (Psephellus, Jacea, Centaurea), каждый из которых характеризуется устойчивым комплексом микро- и макроморфологических признаков. Ведущими для выделения палинотипов мы считаем микроморфологические признаки строения спородермы, так как они не обнаруживают изменчивости на достаточно разнообразном материале (табл. 2). Мы считаем нецелесообразным разделить палинотипы Cyanus и Dealbata, которые по морфологическим признакам пыльцевых зерен очень близки между собой (по характеру поверхности и строению экзины, по размерам и форме апертур). Wagenitz (1959) выделил отдельный палинотип Cyanus главным образом из-за сильно утолщенных краев ор и очертаний с экватора «в виде стадиона» (т. е. округло-четырехугольных), хотя и указал, что оба палинотипа — Cyanus и Dealbata — вместе с палинотипом Montana морфологически очень близки. Аветисян (1964) также не считает указанные признаки достаточно существенными для выделения особого палинотипа для *C. cyanus*. Таким образом, проведенные нами исследования свидетельствуют в пользу мнения Аветисян (1964).

Палинотип Jacea более разнообразен, но общий план строения оболочки пыльцевого зерна сохраняется. Меняются лишь относительные размеры и густота расположения элементов спородермы, характер поверхности экзины. От пыльцы данного палинотипа принципиально не отличаются пыльцевые зерна видов, относимых Wagenitz (1959) и Аветисян (1964) к палинотипу Scabiosa. Эти две группы различаются лишь размерами и относительной длиной борозды. Указанный Аветисян (1964) для типа Scabiosa «слабо дифференцированный внутренний столбчатый слой из

ТАБЛИЦА 2

Основные признаки палиномов

| Признаки | Палиномы | | |
|---|---|---|---|
| | Centaurea | Jacea | Psephellus |
| Размеры пыльцевых зерен, нм | 51.6—60.2 | 34.4—69.4 | 42.0—46.4 |
| Скульптура поверхности | Крупношиповатая | Шиповатая, мелкошиповатая | Мелкошиповатая |
| Борозды | Относительно длинные | Разной длины | Длинные |
| Экваториальный поясок | Отсутствует | В разной степени выражен | Хорошо различим |
| Строение столбиковых слоев | | | |
| Наружный | Развит | Хорошо развит | Хорошо развит |
| Внутренний | Слабо развит | Отсутствует | » » |

толстых и коротких столбиков» на ультратонких срезах нами не был обнаружен, поэтому мы не сочли возможным разделить эти палинотипы.

Стратиграфия спородермы палинотипа Centaurea представляет некоторые трудности и позволяет гомологизировать ее слои разными способами, так как внутренние и наружные столбики эктэкзины здесь разделены мощным монолитным слоем. Можно считать, что наружные столбиковые слои соответствуют друг другу у всех 3 палинотипов, внутреннему неперфорированному слою палинотипа Centaurea соответствует сеть в нижней трети наружных столбиковых слоев палинотипов Jacea и Psephellus. Внутренний слой столбиков у палинотипа Jacea редуцирован, остается лишь полость (cavus) с белково-липидной подушкой. А можно, следуя работе

ТАБЛИЦА 3

Принадлежность изученных таксонов к палинотипам, выделяемым разными авторами

| Виды | Wagenitz, 1959 | Аветисян, 1964 | Наши данные |
|---|---|---|---|
| *C. cyanus* | Cyanus | Psephellus | Psephellus |
| *C. carbonata* | — | — | » |
| *C. marschalliana* | Dealbata | — | » |
| *C. sibirica* | » | — | » |
| *C. sumensis* | — | — | » |
| *C. turgaica* | — | — | » |
| *C. orientalis* | Scabiosa | Scabiosa | Jacea |
| *C. scabiosa* | » | » | » |
| *C. apiculata* | » | » | » |
| *C. jacea* | Jacea | Jacea | » |
| *C. trichocephala* | » | » | » |
| *C. phrygia* | » | » | » |
| *C. diffusa* | » | » | » |
| *C. micranthos* | » | » | » |
| *C. pseudomaculosa* | — | — | » |
| *C. majorovii* | — | — | » |
| *C. pseudophrygia* | — | — | » |
| *C. ruthenica* | Centaurium | Centaurium | Centaurea |

Примечание. «—» — вид не исследовался

J. R. Rowley с соавт. (1981), посвященной развитию спородермы *Artemisia vulgris* L., предположить, что наружный столбиковый слой всех 3 палинотипов представляет собой сложный тектум. Тогда у палинотипа Jacea столбиковый слой редуцирован, сложный тектум представлен тонкими столбиками, сливающимися в верхней части; у палинотипа Psephellus столбиковый слой, напротив, хорошо развит, сложный тектум состоит из рыхлой сети, столбиков и перекрывающего их сплошного спорополленинового слоя. У палинотипа Centaurea столбиковый слой узкий, сложный тектум представлен внутренним монолитным слоем, столбиками, разветвленными в верхней части. Наличие внутреннего монолитного слоя дает формальное право называть вышележащие столбики, составляющие шипы и гребни, надпокровными образованиями. В своей работе мы придерживались традиционной трактовки слоев, предложенной еще Wagenitz (1959), которая не делает попыток соотнесения слоев эктэкзины разных палинотипов. В нашем исследовании это было бы преждевременно, так как поиск переходных форм между палинотипами не входил в задачу данной работы.

Принадлежность изученных видов к палинотипам показана в табл. 3.

## Выводы

1. На основании изучения тонкого строения оболочек пыльцевых зерен 18 видов рода *Centaurea* выделены 3 палинотипа. Среди ряда признаков, характеризующих данные палинотипы (степень развития борозд и экваториального пояска, строение оболочек и скульптура поверхности пыльцевых зерен), наиболее важны особенности строения эктэкзины, в частности число столбиковых слоев, форма и размеры столбиков.

Палинотип Psephellus характеризуется двойным столбиковым слоем. Внутренний столбиковый слой состоит из очень крупных столбиков, а наружный — из тонких стерженьков.

Для палинотипа Jacea характерно наличие одного столбикового слоя из тонких стерженьков, а также просвета между подстилающим и собственно столбиковым слоем.

Для палинотипа Centaurea характерны 2 резко различных столбиковых слоя, разделенные монолитным внутренним слоем и особенно крупные надпокровные шипы и гребни.

2. Из трех предлагаемых нами палинотипов наиболее разнообразен палинотип Jacea. 11 видов из 3 подродов (подроды *Jacea, Lopholoma, Acrolophus*) обладают пыльцевыми зернами типа Jacea. К палинотипу Psephellus относятся пыльцевые зерна 6 видов из 2 подродов — *Cyanus* и *Heterolophus*. К палинотипу Centaurea относится 1 вид подрода *Centaurea*.

3. Выделенные нами палинотипы не противоречат принятой системе рода *Centaurea* (Черепанов, 1994). Каждый подрод характеризуется только одним типом строения пыльцевого зерна. Однако то, что к каждому палинотипу относится пыльца нескольких подродов и даже родов (Wagenitz, 1959; Аветисян, 1964), позволяет использовать этот признак в систематике только на уровне трибы.

Авторы благодарят Ф. Б. Яковлеву и А. Г. Богданова (межфакультетская лаборатория электронной микроскопии МГУ) за помощь в работе; Н. Р. Мейер-Меликян, Н. И. Филину, Е. Э. Северову (кафедра высших растений МГУ) за ценные замечания при подготовке статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аветисян Е. М.* К палиносистематике некоторых родов трибы *Centaureinae* семейства *Asteraceae* // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Ереван, 1964. Т. 14. С. 31—47.

*Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. 170 с.

*Черепанов С. К.* Род 110. Василек — *Centaurea* L. // Флора европейской части СССР. Т. 7. СПб., 1994. С. 260—288.

*Blanca* L. G. Estudios taxonomicos en el denero *Centaurea* L., section *Willkommia* G. Blanca: palinologia // Bot. Macaronesia. Las Palmas, 1982. Vol. 8-9. P. 103—118.
*Cusma V. T., Vuerich A.* Morphologia pollinica e sistematica in *Centaurea* L. sect. *Eujacea* Hayek. // Giorn. Bot. Ital. 1982. Vol. 116. Suppl. 1. P. 76—77.
*Rowley J. R., Dahl A. O., Rowley J. S.* Substructure in exines of *Artemisia vulgaris (Asteraceae)* // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 35. P. 1—38.
*Nilsson S., Praglowski J.* Erdman's Handbook of palynology. Munksgaard, 1991. 580 p.
*Wagenitz G.* Pollen morphologie und sistematik in der Gattung *Centaurea* L. s. l. // Flora. Jena, 1959. Bd 142. H. 2. S. 213—279.

Московский государственный университет
Получено 5 IV 1996

SUMMARY

Pollen grains of 18 *Centaurea* L. species from the European part of Russia were described, 6 of them were studied for the first time. The morphological and ultrastructural features were investigated by light and electron (scanning and transmission) microscopes. Three palynotypes were proposed, Psephellus (6 species), Jacea (11 species) and Centaurea (1 species). Each palynotype is defined by stable complex of micro- and macromorphological features. The main of them are number and thikness of columella layers, shape and size of bacules and pecularities of supratectal processes. The morphological nature of equatorial belt was discussed.

---

УДК 576.312.36 : 582.572.2

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© Л. А. Малахова

# КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ *ALLIUM NUTANS* (*ALLIACEAE*). 3. КАРИОТИПЫ РАСТЕНИЙ, ПОЛУЧЕННЫХ КЛОНОВЫМ РАЗМНОЖЕНИЕМ

L. A. MALAKHOVA. KARYOLOGICAL ANALYSIS OF *ALLIUM NUTANS* (*ALLIACEAE*). 3. THE KARYOTYPES OF CLONE PLANTS

Изучена морфология хромосом у клоновых растений двух тетраплоидных (К-32 и М-32), пентаплоидного (К-40), гексаплоидного (М-48) и анеуплоидного (К-39) цитотипов *Allium nutans*. Кариотипы всех изученных образцов являются стандартными и представлены двумя типами хромосом: метацентриками (I—VII группы) и субакроцентриками (VIII группа). Как и у дикорастущих растений, метацентрические хромосомы I—IV и VI—VII групп у клоновых интродуцентов сохраняют морфологическую стабильность. Индивидуальная изменчивость клоновых растений проявляется в полиморфизме хромосом V и VIII групп. Показано, что при многократном вегетативном размножении исходных материнскнх растений в кариотипах отдельных клоновых фрагментов накапливаются хромосомные аберрации.

В предыдущих сообщениях (Малахова, 1996; Малахова, 1997) представлены результаты изучения чисел хромосом у дикорастущих и интродуцированных растений лука слизуна *Allium nutans* L., а также результаты кариотипического анализа дикорастущих образцов из двух популяций Томской обл. и Алтая. В настоящем сообщении рассматриваются итоги кариотипического изучения растений *A. nutans*, прошедших длительный этап интродукции в условиях Сибирского ботанического сада (СибБС) Томского государственного университета. Материалом для исследования послужили образцы *A. nutans*, выращенные нами из семян, полученных в 1982 и 1984 гг. из Центрального республиканского ботанического сада АН Украины (г. Киев) и Всесоюзного института лекарственного растениеводства (г. Москва). При подсчете чисел хромосом у киевских растений были выявлены образцы с 2n = 32 (цитотип К-32) — 8 растений, с 2n = 36 (цитотип К-36) и 2n = 38 (цитотип К-38) — по 1 растению, с 2n = 39 (цитотип К-39) и 2n = 40 (цитотип К-40) — по 2 растения; из московского

материала выявлены цитотипы с 2n = 32 (М-32) — 2 растения, с 2n = 48 (М-48) — 18 растений. Впоследствии данные растения прошли 4 этапа клонового размножения в СибБС — в 1985, 1987, 1990 и 1994 гг. В 1994 г. интродукционный фонд *A. nutans* составил в целом 1001 экземпляр (Малахова, 1996). Мы приводим результаты изучения кариотипов у 15 интродуцентов, в том числе у трех растений цитотипа К-32, трех — К-39, четырех — К-40, трех — М-32 и двух — М-48. Цель исследования — установить характер индивидуальной кариотипической изменчивости вида в результате многократного клонового размножения растений, выращиваемых в течение многих лет в условиях культуры, и отразить ее роль в интродукционном процессе.

## Результаты и их обсуждение

Растения 2 тетраплоидных цитотипов (К-32 и М-32) имеют стандартные для лука слизуна кариотипы. В их хромосомных наборах отмечены хромосомы 2 морфологических типов: метацентрики (I—VII группы) и субакроцентрики (VIII группа). Среди метацентриков визуально идентифицируются хромосомы I—IV, V и VI—VII групп. В V и VIII группах содержится по 4 гомолога, в остальных группах количество хромосом кратно четырем (рис. 1). Как и у дикорастущих образцов (Малахова, 1997), в кариотипах тетраплоидных интродуцентов метацентрические хромосомы I—IV и VI—VII групп характеризуются морфологической стабильностью, для V и VIII групп отмечена внутривидовая вариабельность. Так, в пределах цитотипа К-32 у растения № 1/26 все 4 гомолога V группы являются метацентрическими, но 2 из них значительно крупнее, в VIII группе субакроцентрических хромосом один из гомологов несет крупный спутник (рис. 2). У растения № 1/25 хромосомы V группы варьируют от субметацентриков ($I^c = 36.0$ %) до метацентриков($I^c = 41.5$ %). В VIII группе хромосом отклонений нет, 2 хромосомы со спутниками, спутники мелкие. У растения № 2/25 V группа хромосом очень полиморфна по длине и центромерному индексу. Одна из хромосом данной группы значительно меньше своих гомологов и является субметацентрической ($I^c = 33.3$ %). На 3 субакроцентриках имеются спутники разной величины.

В московском цитотипе М-32 также у всех изученных растений отмечены отклонения в морфологии хромосом V или VIII групп. Так, у растения № 1/27 в VIII группе 2 гомолога являются субметацентрическими, ($I^c = 34.8$ и 28.6 %), а два — субакроцентрическими, на хромосомах присутствуют мелкие спутники (рис. 2). У

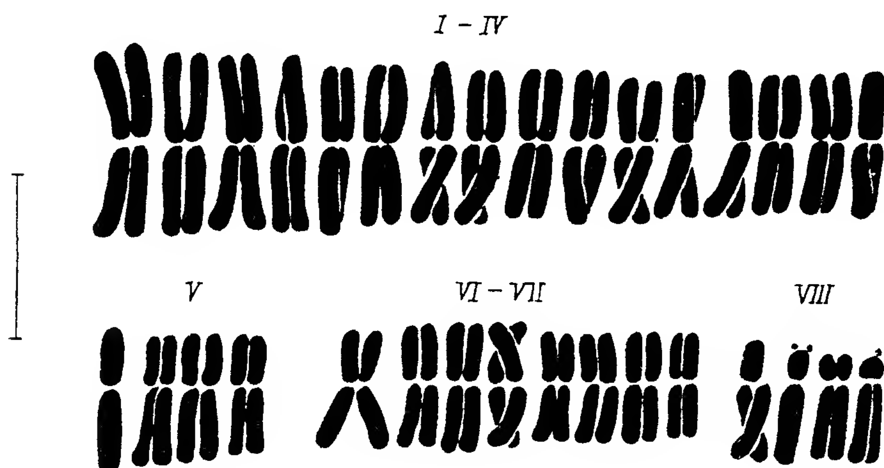



Рис. 1. Кариотип *Allium nutans*, 2n = 32 (цитотип М-32, растение № 1 / 27).
*I—VIII* — номера групп хромосом. Масштабная линейка — 10 мкм.

| Обозначение цитотипа, 2n | Номер растения | V группа хромосом | VIII группа хромосом |
|---|---|---|---|
| К-32, 2n=32 | 1/26 | | |
| | 1/25 | | |
| | 2/25 | | |
| М-32, 2n=32 | 1/27 | | |
| | 2/27 | | |
| | 3/27 | | |

Рис. 2. Морфология хромосом V и VIII групп тетраплоидных цитотипов *Allium nutans* К-32 и М-32. Масштабная линейка — 10 мкм.

растения № 2/27 два гомолога V группы несколько короче двух других, все метацентрики, а VIII группа хромосом оказалась очень вариабельной по центромерному индексу: одна хромосома является метацентрической ($I^c$ = 39.7 %), одна — субметацентрической ($I^c$ = 34.3 %), две — субакроцентрическими, на двух хромосомах имеются крупные спутники. У растения № 3/27 в V группе одна хромосома крупнее остальных гомологов, все метацентрики. В VIII группе отклонений по морфологии хромосом нет, на одной из них имеется мелкий спутник, на другой — крупный.

У образцов цитотипа К-40 во всех группах хромосом имеется по 5 гомологов, что подтверждает его пентаплоидный уровень. Хромосомный полиморфизм в V и VIII группах отмечен у всех 4 изученных растений (рис. 3). При этом у растений № 1/2 и № 2/2 различия по морфологии хромосом отмечены лишь в VIII группе. Так, у растения № 1/2 один из гомологов значительно длиннее всех остальных, две хромосомы несут мелкие спутники. У растения № 2/2 один из гомологов VIII группы — явный субметацентрик ($I^c$ = 35.0 %), на двух хромосомах присутствуют мелкие спутники. У двух других растений — № 2/1 и № 1/1 — обе группы хромосом чрезвычайно изменчивы как по размерам гомологов, так и их центромерному индексу, имеются также различия по количеству спутничных хромосом и размерам спутников.

У анеуплоидного цитотипа К-39 все хромосомы набора также распределяются по 5 гомологов в каждой группе, что указывает на пентаплоидную природу данной хромосомной формы. Отсутствие одной хромосомы в наборе приходится в основном на группу субакроцентриков, которая у всех изученных растений является очень полиморфной как по размерам хромосом, так и их центромерному индексу (рис. 3). Кроме того, у растения № 2/24 хромосомы V группы являются преимущественно субметацентрическими ($I^c$ варьирует от 37.5 до 27.7 %), тогда как у двух других растений данного цитотипа все хромосомы V группы метацентрические. У растения № 1/24 спутники отсутствуют.

У двух изученных растений московского цитотипа М-48 во всех группах хромосом имеется по 6 гомологов, что подтверждает гексаплоидный уровень данного цитотипа. Кариотипы обоих растений в основном стандартны, лишь в V и VIII группах наблюдаются некоторые различия по длине и центромерному индексу у отдельных гомологов, аналогичные предыдущим цитотипам. В обоих кариотипах спутники не отмечены.

Таким образом, анализ кариотипов у интродуцентов *A. nutans* показал, что культивируемые образцы являются более разнообразными в кариологическом отношении, чем дикорастущие. В первую очередь это связано с наличием целой серии внутривидовых полиплоидных и анеуплоидных форм у интродуцентов, которые успешно растут и размножаются в условиях культуры, в то время как в естественных популяциях вид представлен только одной тетраплоидной формой (Малахова, 1996). Кроме того, отмечена значительная изменчивость хромосом V и VIII групп в пределах каждого изученного цитотипа. Характер хромосомных преобразований в данных группах дает основание предполагать, что здесь имеют место хромосомные аберрации типа инверсий, транслокаций или делеций, а также полиморфизм ядрышкообразующего локуса хромосом. Данные факты представляют особый интерес, так как изученные нами растения получены клоновым размножением в основном от 1—2 исходных экземпляров (цитотипы М-32, К-39, К-40 и др.) и прошли 10-летний период интродукции в условиях СибБС.

Специальных исследований, посвященных характеру индивидуальной хромосомной изменчивости растений при клоновом размножении, практически нет. Однако в трудах отдельных ученых (Суонсон и др., 1969; Петров, 1976; Фадеева и др., 1980; Грант, 1984, и др.) приводятся общие сведения о клоновом размножении организмов. При этом подчеркивается, что клоновое размножение довольно широко распространено в растительном мире, особенно среди естественных гибридов и в селекционной практике. Многие сорта вегетативно размножаемых растений представляют собой клоны, происходящие от одного исходного растения, поэтому наследственное строение всех растений одного клона, как правило, одинаково и сходно с таковым

| Обозначение цитотипа, 2n | Номер растения | V группа хромосом | VIII группа хромосом |
|---|---|---|---|
| К-40, 2n=40 | 1/2 | | |
| | 2/2 | | |
| | 2/1 | | |
| | 1/1 | | |
| К-39, 2n=39 | 2/24 | | |
| | 3/24 | | |
| | 1/24 | | |

Рис. 3. Морфология хромосом V и VIII групп пентаплоидных цитотипов *Allium nutans* К-40 и К-39. Масштабная линейка — 10 мкм.

материнского растения, от которого происходит клон. Однако гарантировать полную генетическую константность сортов-клонов все же нельзя, так как мутационный процесс, хотя и при больших трудностях его проявления при вегетативном размножении, все же обнаруживается и внутри клонов (Купцов, 1971). В связи с этим клоны, представляющие наибольшую стабильность индивидуальных потомств, являются лишь относительно константными и не лишенными дальнейшей генетической изменчивости (Купцов, 1971). К такому же мнению приходит Т. С. Фадеева с соавт. (1980), подчеркивая, что при длительном отсутствии семенного размножения клоны, размножаясь, генетически дифференцируются. Проведенные нами исследования структуры кариотипов у клональных фрагментов различных цитотипов лука слизуна подтверждают данные высказывания. Действительно, в процессе многолетней интродукции и при многократном клоновом размножении в кариотипах отдельных клоновых экземпляров накапливаются различные хромосомные аберрации. Все это дает основание усомниться в представлении о вегетативном размножении как надежном способе сохранения наследственной структуры исходного растения. Вместе с тем наличие хромосомой изменчивости несомненно расширяет генотипическую норму реакции интродуцентов, тем самым обеспечивая виду высокую пластичность в условиях культуры.

Выражаю благодарность проф. Н. Н. Карташовой за постоянный интерес к работе и участие в обсуждении статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Головного совета Госкомитета высшей школы РФ в области фундаментального естествознания (грант № 93-04-43-103).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Грант В.* Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

*Купцов А. И.* Элементы общей селекции растений. Новосибирск, 1971. 376 с.

*Малахова Л. А.* Кариологический анализ *Allium nutans* (*Alliaceae*) в условиях интродукции в Сибирском ботаническом саду. 1. Числа хромосом // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 91—96.

*Малахова Л. А.* Кариологический анализ *Allium nutans* (*Alliaceae*) в условиях интродукции в Сибирском ботаническом саду. 2. Кариотипы дикорастущих образцов // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 41—46.

*Петров Д. Ф.* Генетика с основами селекции. М., 1976. 416 с.

*Суонсон К., Мерц Т., Янг У.* Цитогенетика. М., 1969. 280 с.

*Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева И. М.* Сравнительная генетика растений. Л., 1980. 248 с.

Сибирский ботанический сад
Томского государственного университета

Получено 23 I 1997

## SUMMARY

The morphology of chromosomes in clone plants of two tetraploid (K-32 and M-32), pentaploid (K-40), hexaploid (M-48) and aneuploid (K-39) cytotypes of *Allium nutans* was studied. The karyotypes of all studied sampls are standard and represent by two types of chromosomes, metacentric (I—VII groups) and subacrocentric (VIII group). As in the wild plants the metacentric chromosomes of clone plants are characterized by morphological stability. The individual variability of clone plants display in the polymorphism of the chromosomes of V and VIII groups. It was showed that the clone plants accumulate the chromosome aberrations in the result of multiple vegetative reproduction of the parental maternal plants.

УДК 582.992 (925.4) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© В. П. Викторов, А. Г. Еленевский

# О ТАКСОНОМИИ *CAMPANULA DICHOTOMA* И *C. PROPINQUA* (*CAMPANULACEAE*)

V. P. VICTOROV, A. G. ELENEVSKÝ. ON THE TAXONOMY OF *CAMPANULA DICHOTOMA* AND *C. PROPINQUA* (*CAMPANULACEAE*)

Рассмотрены взаимоотношения между *Campanula dichotoma* и *C. propinqua.* Проанализирована изменчивость таксономических признаков. Как результат *C. propinqua* сведен в синонимы к *C. dichotoma.* Соответственно ареал *C. dichotoma* расширен до Кавказа. Приведен лектотип *C. dichotoma.*

В роде *Campanula* L. много видов с трудно различимыми таксономическими признаками. Это в первую очередь касается симпатрических таксонов. В настоящей заметке мы обобщили материал по *C. dichotoma* L. и *C. propinqua* Fisch. et Mey. Это однолетники с сильно ветвистыми побегами. Некоторая «изломанность» стеблей производит впечатление их дихотомического ветвления, на что указывают практически все исследователи. Форма листьев, крупные придатки чашечки и общий габитус растений очень сближают их с *C. sibirica* L., особенно *C. sibirica* subsp. *hohenackeri* (Fisch. et Mey.) Dambolt.

C. Linne (1753 : 167) в синонимах к *C. sibirica*, приводит полиноминал «*Campanula hirsuta* ocymifolio caulem ambiente, flore pendulo» со ссылкой на P. Boccone (1674) и R. Morison (1715), а позднее (Linne, 1759) на его основании дает описание *C. dichotoma* как особого вида, свойственного Сицилии и Сирии.

В Линнеевском гербарии имеются два образца *C. dichotoma.* Но ни на одном из них нет соответствующего номера, приведенного в «Species plantarum» (Linne, 1762). В связи с этим в качестве лектотипа вида следует выбрать рисунок Boccone (1674), на который Линней ссылается в первоописании.

Lectotypus (Victorov, h. l.): Boccone P. 1674. Icones et descriptiones. Fig. 83, T. 45.

F. B. Fischer и C. A. Meyer (1835) описали *C. propinqua* из Ирана. В протологе авторы сравнивают его как с *C. dichotoma,* так и *C. strigosa* Banks et Soland. По их мнению (Fischer, Meyer, 1835 : 32), от первого вида он отличается воронковидным венчиком и более маленькой коробочкой («corollis infundibuliformibus (non hypocrateriformibus), capsulis quadruplominoribus, seminibusauteum fere sextuplo majoribus ab illa abeunte distincta»), от второго — зубчатыми листьями и более короткой чашечкой («foliis denticulatis, calycibus corolla duplo brevioribus»). Впоследствии многие авторы (Фомин, 1907; Колаковский, 1991) отмечали близость *C. propinqua* к *C. sibirica.* А. В. Фомин (1907) даже помещал эти виды в один ряд *Sibiricae* Fom. Однако Ан. А. Федоров (1957) объединил *C. propinqua* с *C. erinus* L. в подсекцию *Annuae* (Boiss.) Fed., а E. Dambolt (1976) — с *C. strigosa* в подрод *Megalocalyx* Dambolt. А. А. Колаковский (1991 и др.) повысил ранг этой группы до рода *Megalocalyx* (Dambolt) Kolak.

Изучение обширного кавказского материала (LE, MW, TBI, ERE) по *C. propinqua* показало чрезвычайно высокую изменчивость растений. Особенно вариабельными оказались количественные признаки, характеризующие размеры как всего растения, так и его отдельных органов, в том числе цветка и коробочки. Несомненно, что на эти признаки существенное влияние оказывают экологические условия. Однако исследованные экземпляры *C. propinqua* не отличаются от образцов *C. dichotoma*, собранных в Сирии, Марокко и Алжире. Сравнение автентиков этих видов также упрочило наше суждение об их единстве. В связи с этим мы считаем целесообразным *C. propinqua* свести в синонимы *C. dichotoma,* придав последнему таким образом широкий ареал, включающий Кавказ. Приводим синонимику данного вида.

*Campanula dichotoma* L. 1759, Sp. Pl. 1 : 237. — *C. propinqua* Fisch. et Mey. 1835, Index Sem. Horti. Bot. Petropol. 2 : 32. — *Roucela propinqua* (Fisch. et Mey.) Char.

1976, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 32 : 55. — *Megalocalyx propinqua* (Fisch. et Mey.) Kolak., 1991, Колокольчиковые Кавказа: 125.

Несомненно, значительное сходство *C. dichotoma* обнаруживает и с *C. strigosa*, описанным из Сирии J. Banks и D. Solander (in Russell, 1794). Наряду с размерами венчика наиболее таксономически значимым оказался признак, характеризующий опушение побега. При этом растения с крупными цветками имеют длинные «щетинистые» волоски, а с более мелкими цветками — короткие. Однако наблюдается полное отсутствие хиатуса по этим признакам. Поэтому можно предположить, что он является одним из подвидов *C. dichotoma*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Колаковский А. А.* Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 176 с.

*Федоров Ан. А.* Семейство *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 162—450.

*Фомин А. В.* Материалы для флоры Кавказа. Ч. 4. Вып. 6. *Campanulatae.* СПб., 1907. 157 с.

*Boccone P.* Icones et descriptiones rariorum plantarum. Oxonii, e theatro Scheldoniano, 1674. 96 p.

*Dambolt J.* Materials for flora of Turkey, 32. *Campanulaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1976. Vol. 35. N 1. P. 39—52.

*Fischer F. B., Meyer C. A. Campanula propinqua* // Index secundes seminum. St. Petersburg, 1835. P. 32.

*Linne C.* Species plantarum. Holmiae, 1753. Vol. 1. 560 p.

*Linne C.* Species plantarum. Holmiae, 1762. Vol. 1. 928 p.

*Linne C.* Amoenitates academicae. Holmiae, 1759. Vol. 4. 600 p.

*Morison R.* Plantarum historia universalis oxoniensis seu herbarum distributio nova, per tabulas cognationis et affinitatis. Oxonii, e theatro Sheldoniano, 1715. Vol. 2. 663 p.

*Russel A.* The natural history of Aleppo. London, 1794. Vol. 2. 430 p.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 25 II 1998

## SUMMARY

Relationships between *Campanula dichotoma* and *C. propinqua* are discussed. The variability of taxonomic features have been analysed. *C. propinqua* is considered to be a synonym of *C. dichotoma.* An areal of *C. dichotoma* is correspondingly expanded to the Caucasus. Lectotypus of *C. dichotoma* is given.

---

УДК 581.522.5

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10.

**© Э. А. Юрова**

# МИНИАТЮРНЫЕ ТРАВЫ ОТМЕЛЕЙ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ

E. A. YUROVA. MINIATURE GRASSES OF LITORAL ZONE OF FRESH RESERVOIRS

В условиях отмелей — местообитаний, кратковременно освобождающихся от воды, — выработалась особая жизненная форма миниатюрных растений-амфибий, которые отличаются также эфемерностью. Они имеют свое экологическое пространство: узкую полосу между сообществами типично-водных и сухопутных растений.

В 1996 г. конец июля, август и сентябрь на северо-западе России отличались почти полным отсутствием осадков. В этих условиях необычно большое развитие получили

береговые и островные отмели на реках и озерах, быстро заселяемые специфической растительностью, которая и привлекла наше внимание.

Отмели озер и рек — местообитания, в некотором отношении аналогичные литоральной зоне морей, а именно в отношении условий вегетации. Они предоставляют биоте режим крайне резко различающихся условий, сменяющих друг друга на протяжении короткого времени. На побережьях пресных водоемов изменения происходят как постепенно, так и катастрофически, в течение нескольких дней и даже часов: уходит вода, и погруженные в воду растения оказываются на суше и, более того, в сухих условиях из-за активного дренажа на береговом склоне; либо, наоборот, при выпадении дождей растения сухого местообитания оказываются под водой. Смена среды происходит не однажды за вегетационный сезон, причем колебания уровня воды могут зависеть не только от метеорологических условий. В Новгородской обл., где мы и проводили свои наблюдения, довольно распространены карстовые озера: Городно, Люто, Ямное, Шерегодро, Съезжее; каждое из них имеет свой цикл (обычно нечеткий) изменения уровня воды.

Лимитирующими факторами для растений данных местообитаний являются следующие: 1) дефицит времени развития: сокращение вегетационного сезона в условиях суши, а также в условиях водной среды (при каждом изменении уровня воды растение вынуждено адаптироваться к прямо противоположным показателям водоснабжения, дыхания, освещенности, и при этом ему необходимо «уложиться» в вегетационный сезон); 2) при заливании имеет место дефицит кислорода, уменьшение освещенности, возможность вымывания растения из грунта, невозможность опыления обычными для цветковых агентами — насекомыми и ветром, затруднение созревания плодов и семян; 3) при уходе воды: дефицит влаги, чрезмерная инсоляция, резкие колебания температуры, дефицит тепла (из-за кратковременности пребывания на суше растения отмелей запаздывают с цветением и плодоношением, захватывая позднеосенний сезон с заморозками).

Для большинства растений показатели основных жизненных факторов здесь имеют пессимальное значение, поэтому набор видов, заселяющих эту зону берега, невелик. Это такие виды, как *Limosella aquatica* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. parvula* Roem. et Schult., *Juncus nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., *Peplis portula* L., *Tillaea aquatica* L., *Littorella uniflora* (L.) Aschers., *Subularia aquatica* L., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel., *Elatine hydropiper* L. и др.

Впрочем, факторы с оптимальным значением здесь тоже присутствуют: достаточное, хотя и переменное увлажнение, довольно высокое плодородие грунта (обычно имеется слой детрита, накапливающийся из остатков растений, отмерших при заливании водой; сюда прибивается волной «войлок» разлагающихся нитчатых водорослей, другие органические остатки, сюда же поступают биогенные вещества, смываемые с коренного берега). Не случайно здесь часто встречаются сорняки (виды *Chenopodium, Polygonum*). С другой стороны, некоторые виды отмелей можно встретить и в мочажинах на пахотных землях (виды *Peplis, Gnaphalium*).

Благоприятным фактором является также отсутствие конкуренции: травостой макрофитов на отмелях обычно имеет лишь 10—15 % проективного покрытия, при котором карликовые растения не испытывают недостатка света и развивают отстоящие друг от друга латки между разреженными кочками осок, дерновинами ситников. В конкуренции с крупными, развивающимися медленнее растениями в условиях относительно кратковременно существующей суши мелкие растения явно оказались победителями в узкой зоне между урезом воды и поясом крупных осок и других макрогигрофитов.

Жизненная форма мелких растений отражает комплекс как неблагоприятных, так и благоприятных условий роста, адаптируясь к первым и используя вторые.

Уменьшению растений в размерах, видимо, способствовало угнетение процесса роста под влиянием интенсивной освещенности, а также низкая плюсовая температура, господствующая в прибрежной зоне значительную часть вегетационного сезона. С угнетением роста коррелятивно связано усиление ветвления: мелкие растения зоны отмелей активно ветвятся, часто имея вид компактных кустиков (*Juncus nastanthus*,

*Limosella aquatica*). Некоторые имеют вид розеток (у плавающих форм розетка у верхушки, а не у основания стебля). Имеются представители со стелющимися либо укореняющимися побегами.

Миниатюрные травы не являются абсолютно идентичными в морфологическом отношении аналогично тому, как типы жизненных форм Раункиера и других авторов включают некоторый диапазон варьирования форм роста. Выделив биоморфу миниатюрных трав, их можно дифференцировать далее по способу роста побегов. Разнообразие обусловлено неоднородностью исходных типов, вступивших в процесс нового формообразования. В нашем случае общим у исходных форм было лишь то, что это были травянистые сухопутные цветковые растения, попавшие в единые условия периодической смены воздушной и водной сред. Однако единая стратегия выживания в экстремальных условиях привела к выработке сходного габитуса. Все растения рассматриваемой группы имеют размеры (высоту) одного порядка (2—5, максимум 15 см), на несколько порядков (в несколько раз) отличающиеся от размеров обычных трав. Именно такие размеры коррелируют с отрезком времени, отведенным им природой для развития на суше.

Эти миниатюрные растения легко выделяются по внешнему облику визуально, представляют одну экологическую группу, часто произрастают совместно, образуя синузию в понимании П. Д. Ярошенко (1969 : 53); Э. А. Юровой (1973 : 1464), т. е. здесь имеет место габитуальная, экологическая и фитоценотическая общность.

Таким образом, на наш взгляд, следует выделить жизненную форму **миниатюрных трав,** выработавшуюся в условиях отмелей и хорошо представленную в профиле побережья рек, озер, реже — в мочажинах на плакоре. По аналогии с кустарничками их можно было бы назвать «травками» или «травочками», или «микро-травами» (herbula pusilla), «минифитами», но более удобное название — мини-травы.

Жизненную форму И. Г. Серебряков (1962) рассматривал как итог адаптации растения к комплексу господствующих факторов местообитаний данного типа. При этом ведущим приспособлением может быть одно-два, которые и определяют габитус растения. Так, C. Raunkiaer (1934) выявил в качестве ведущего приспособления положение зимующих почек, с которым связаны высота растения и характер ветвления, и соответственно внешний вид. E. Warming (1909) отмечал, что жизненная форма как ответная реакция растения на условия жизни — явление сложное, включающее не только пространственное, морфологическое решение проблемы (размеры, габитус, анатомические и физиологические особенности), но и решение проблемы во времени.

Именно такое решение — в пространстве и во времени — находят для себя миниатюрные травы отмелей, адаптируясь к кратковременно существующим средам. Основным критерием отнесения к этой форме мы считаем размеры (2—15 см) и малое время от прорастания семян либо вегетативной почки (при вегетативном размножении) до образования нового поколения.

Уменьшение размеров и резкое сокращение времени развития — явно вторичные приобретения цветковых растений, результат сравнительно недавней редукционной эволюции. Доказательством является тот факт, что мини-травы чаще всего являются «уродцами» в своих семействах, исключением из правил по своим размерам. В порядке перечисления видов в начале статьи это семейства: *Scrophulariaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Lythraceae, Crassulaceae, Plantaginaceae, Apiaceae, Poaceae*; однако есть и семейства, целиком представленные мини-травами: *Callitrichaceae, Elatinaceae.* Все же для цветковых в целом эта форма вторична.

Вызывают интерес представители сем. *Lemnaceae.* Возможно, «миниатюрность» они выработали, будучи прибрежными растениями, прежде чем стать типично планктонными.

Видимо, такой же путь морфо-экологической эволюции в свое время прошли и некоторые споровые растения типа *Salvinia natans* (L.) All., а также видов рода *Isoëtes,* претерпевшего процесс миниатюризации в каменноугольный период от древовидных разноспоровых *Lepidodendrales* до трав размером 6—20 см.

Как отмечают H. Gams (1950), а также Серебряков (1962), жизненную форму растения определяет габитус вегетативных органов. Однако в нашем случае у цветковых миниатюрных трав общая тенденция уменьшения вертикального размера, стеблей и листьев охватывает и генеративные органы — цветки. Мини-травы, в том числе и насекомоопыляемые, имеют очень мелкие цветки — 1—2 мм в диам., в то время как их ближайшие макродственники по семейству, даже роду, заселяющие обычные местообитания, имеют цветки средних или крупных размеров. Специфические земноводные условия жизни диктуют обитателям отмелей выбор опылителей — мелких насекомых. Поскольку на воздухе эти растения пребывают короткое время и насекомоопыление происходит лишь эпизодически, трата пластических материалов на крупный венчик была бы для них биологически неоправданной, так же как и трата дефицитного времени на его формирование.

Находясь под водой, мини-травы образуют клейстогамные герметично закрытые цветки. Цветки под водой имеют плотно сомкнутые лепестки (*Ranunculus reptans* L.); у некоторых видов *Tillaea, Elatine, Peplis, Montia* герметичности цветков способствует их пазушное расположение.

Некоторые прибрежные растения образуют густые соцветия (*Carex bohemica* Schreb., некоторые виды *Chenopodium, Polygonum, Coleanthus*), способствующие удержанию воздуха в случае внезапного заливания водой, кроме того, защищающие цветки от холода, так как по причине позднего освобождения отмелей от воды время цветения растений иногда отодвигается на сентябрь и даже октябрь.

К мини-травам по габитусу приближаются некоторые виды, имеющие относительно длинные (до 30 см), но полегающие стебли (*Callitriche cophocarpa* Sendtner и другие виды болотниковых, *Polygonum humifusum* Merk ex C. Koch, *P. volchovense* Tzvel.). Подобные растения часто входят в состав синузий вышеупомянутых мини-трав. Полегающие стебли дают те же преимущества, что и маленький рост: защиту от ветра, а следовательно, от иссушения и от холода. Эти растения также имеют мелкие листья и очень мелкие цветки.

В зоне периодически осушаемых участков берега присутствуют со значительным обилием и те виды, генетическая норма реакции которых включает миниатюрную жизненную форму; при определенных обстоятельствах они прекращают рост и приступают к образованию цветков и плодов, имея высоту 3—5 см, — явное проявление неотении. Это, например, *Ranunculus sceleratus* L., *Carex bohemica* — растения побережий, их размеры колеблются от 5 до 30 и 50 см. Возможно, мини-форма — перспектива развития этих видов, в особенности *Carex bohemica*.

Среди прибрежных видов распространены также сорняки из родов *Chenopodium, Polygonum,* мини-форма которых выработалась, по-видимому, в борьбе с земледельцем: элиминирующим фактором был дефицит времени для образования семян между сроками обработки посевов. В условиях прибрежных отмелей они «используют» потенциальную возможность образования мини-формы. Миниатюрность для этих видов остается лишь одним из вариантов модификационной изменчивости, в то время как стабилизировавшаяся мини-форма, элиминируя особи более крупных размеров, становится постоянной специализированной формой, способной к конкуренции в узко определенных условиях отмели.

Миниатюризация в той или иной степени выражена также у некоторых других видов вне прибрежных местообитаний, в условиях дефицита времени развития. Так, у некоторых первоцветов она также связана с неотенией — недоразвитием надземного стебля, уменьшением числа листьев (в родах *Anemonoides, Corydalis, Gagea*). Однако цветки и листья первоцветов довольно крупные, в «миниатюризации» они не участвуют.

Миниатюризация и укорочение сроков развития — универсальная, но не единственная адаптация прибрежных мини-трав. Имеются и физиологические особенности, например способность быстро приобретать антоциановую окраску при внезапном выходе из воды. Возможно, это нарушение обменных процессов, а возможно имеет адаптивное значение как защита от резких перепадов температуры. Вероятна также

роль антоциановой окраски как светофильтра, так как освещенность при уходе воды значительно увеличивается, особенно если учесть разреженность травостоя. Интенсивно красный цвет приобретают виды *Chenopodium, Polygonum, Elatine, Peplis* и др.; первые листья у *Limosella aquatica, Coleanthus subtilis, Juncus nastanthus* в условиях суши также бывают красноватыми, у видов *Eleocharis* — буроватыми.

Корни многих мелких растений отмелей многократно изогнуты, это способствует удерживанию растений в грунте при сильной волне. При семенном размножении этих растений характерны не только возможность подводного развития цветка, самоопыления, но и подводное развитие плодов и семян (виды *Elatine, Subularia* и др.), а также их длительное сохранение под водой. У *Limosella aquatica* поздней осенью плоды (коробочки) опускаются к корням и закапываются в мокрый песок или ил, где и зимуют; плод в данном случае является герметичной камерой для перезимовки семян, стабильные температурные условия водоема способствуют их длительному сохранению. По-видимому, семена мини-трав могут находиться в иле несколько лет. Ряд авторов (по: Селиванова, 1929) отмечает внезапное массовое появление *Coleanthus subtilis,* имеющего разорванный ареал, так что массовый занос семян невозможен. Отмечено появление зарослей *Coleanthus* на дне озера, осушенного после 30-летнего периода нахождения под водой (южный Тироль).

Многие прибрежные мини-травы имеют хорошо развитое вегетативное размножение: *Ranunculus reptans, Eleocharis acicularis, E. parvula, Littorella uniflora, Limosella aquatica.* Это дает им определенные преимущества: стратегию быстрого захвата площади, перемещения из мелководья в сторону суши, а при пересыхании берега — к воде; компенсацию затрудненного семенного размножения в условиях переувлажнения (живорождение) — быстрое воспроизводство, так как развитие из вегетативной почки происходит быстрее, чем из семени.

Мы наблюдали развитие латок, синузий *Ranunculus reptans,* видов *Elatine* по берегам карстового озера Городно в фазе ухода воды. Прорастание семян начинается в воде тогда, когда слой ее уменьшается до 15—20 см, видимо, тепло и поступление кислорода стимулируют прорастание. К тому времени когда отмель выходит из воды, лютик и повойничек уже имеют вид проростков, которые приступают к вегетативному размножению; оказавшись вполне на суше, они быстро формируют клоны, одновременно образуя большое количество цветков и плодов.

Следует отметить, что территориально зона выработки жизненной формы прибрежных миниатюрных трав невелика. Проекция этих местообитаний на местности представляет собой узкою полосу, тянушуюся вдоль берегов рек или вокруг озера. В зависимости от угла склона берега она может быть в ширину от нескольких дециметров до (реже) нескольких метров. Пояс мини-трав находится между поясом гидрофитов и наземных макрофитов. При крутом береговом склоне пояс мини-трав отсутствует. Отсутствует он и при слабом колебании уровня воды в водоеме. В этом случае происходит сильное зарастание побережья макрофитами, внедрение мини-трав невозможно по причине их малой конкурентоспособности.

При выпадении значительного количества осадков летом отмели не появляются либо появляются на короткий срок и остаются незаселенными.

По вышеназванным причинам: экстремальные условия произрастания, небольшая площадь местообитаний данного типа, неежегодный выход из воды отмелей — мини-травы представлены во флоре небольшим числом видов, многие из которых являются редкими. Так, *Coleanthus subtilis,* внесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988), считается исчезнувшим из флоры Новгородской обл. Впервые в Новгородской обл. он был найден в 1925 г. Е. А. Селивановой (1929), однако не отмечался здесь со времени постройки Волховской ГЭС. На территории России *C. subtilis* встречается по рекам Обь (Таран, 1989, 1994) и Амур. Редкими являются *Tillaea aquatica, Subularia aquatica, Elatine alsinastrum* L., *E. triandra* Schkuhr; *Ranunculus gmelinii* DC., *Polygonum volchovense.* Некоторые из них впервые на территории области найдены в 1893 г. В. Л. Комаровым (1895). Некоторые виды причислены к редким, видимо, потому, что из-за мелких размеров, внешнего сходства со всходами макро-

растений и малодоступности местообитаний они часто оказываются пропущенными при обследовании флоры.

Автором в 1996 г. в Новгородской обл. были отмечены следующие виды: *Subularia aquatica* (в озерах Меглино и Черное в Мошенском р-не), *Peplis portula* (в Новгородском, Старорусском, Мошенском районах), *Limosella aquatica* (в озере Городно Хвойнинского р-на, по реке Волхов), *Elatine hydropiper* (в озере Городно, по реке Волхов и его притокам в окрестностях г. Новгорода).

Мини-травы — типичные амфибии, но все же одни из них являются скорее наземными обитателями, чем подводными (*Peplis portula, Juncus nastanthus, Limosella aquatica, Ranunculus reptans, Elatine hydropiper, Coleanthus subtilis, Eleocharis acicularis*), другие более тяготеют к водной среде, испытывая на суше дискомфорт (*Tillaea aquatica, Littorella uniflora, Subularia aquatica, Callitriche cophocarpa*). Большинство мини-трав встречаются лишь на мелководье, с увеличением глубины исчезают из-за увеличения дефицита кислорода и ослабления освещенности.

По классификации C. Raunkiaer (1934) мини-травы следует отнести к криптофитам (гидрофитам) и терофитам. По классификации Г. М. Зозулина (1959) их следует отнести к иррумптивным видам — быстро захватывающим территорию путем вегетативного размножения (*Ranunculus reptans,* виды *Eleocharis, Limosella, Littorella*), а также к вагативным — «кочующим», куда относятся однолетники, с каждым новым сезоном появляющиеся на новом месте благодаря семенному размножению (виды *Peplis, Coleanthus*). Пользуясь классификацией Серебрякова (1962), мини-травы следует выделить в типе «земноводные травы», куда автор классификации относит частуху, стрелолист, белокрыльник. М. В. Марков (1992) обособляет группу малолетних монокарпиков, к которой могут быть отнесены и мини-травы отмелей.

Однако ни одна классификация не выделяет универсальное свойство мини-трав — миниатюрные размеры, приобретенное путем регрессивного развития в связи с приспособлением к кратковременно существующим условиям суши. Мини-рост дает защиту от ветра, следовательно от иссушения и холода; экономию пластического материала и, главное, выигрыш во времени развития до плодоношения. «Ущербность» мини-трав в смысле их размеров и связанной с этим малой конкурентоспособностью и малой продукцией вещества в расчете на одну особь отчасти компенсируется относительно высокой плотностью популяции (клона), достигаемой за счет интенсивного вегетативного и семенного размножения. Так, число побегов (особей) на квадрате $25 \times 25$ см: *Elatine hydropiper* — $38 \pm 2$, *Eleocharis acicularis* — $63 \pm 9$, *Peplis portula* — $48 \pm 8$.

Сообщества с участием миниатюрных трав Г. С. Таран (1994) выделяет в класс мелких ситников (Isoëto-Nanojuncetea), в ассоциацию Cypero-Limoselletum (пойменный эфемеретум). Отмечая флористическую обедненность этих сообществ, причину он видит в том, что мелкие ситники находятся на границе своего ареала (по Оби). На наш взгляд, причина заключается в экстремальности условий экотопа. В «своём» поясе мини-травы образуют почти чистые одновидовые латки, но иногда они присутствуют в разреженных прибрежных сообществах в синузиях второго яруса (см. таблицу).

Только в своей узкой экологической нише мини-травы могут господствовать, в обычных условиях (дальше от уреза воды) их легко побеждают более крупные травы.

Сообщества мини-трав повреждаются различными антропогенными воздействиями: небольших размеров корни вымываются волной от моторного водного транспорта, происходит истощение при снижении прозрачности воды, загрязнении ее нефтепродуктами, исчезают их местообитания с исчезновением отмелей при постройке плотин.

В то же время пояс мини-трав по берегам водоема играет положительную экологическую роль: он задерживает биогенные вещества, служит барьером, препятствующим их поступлению в воду.

Более устойчивые к антропогенному воздействию *Eleocharis acicularis, Limosella aquatica, Juncus nastanthus* отмечены на отмелях р. Волхов в черте г. Новгорода.

Описание двух прибрежных сообществ

| Ярус | Вид | Фенофаза | Обилие |
|---|---|---|---|
| ПЛОЩАДКА № 1 (4 м$^2$). Берег р. Волхов в окр. пос. Волховский, 2 XI 1996. Отмель, грунт глинистый. Общее проективное покрытие (ОПП) 20 % | | | |
| I ярус; проективное покрытие 15 % | *Agrostis stolonifera* L. | вег. | sp. |
| | *Alopecurus aequalis* Sobol. | цв. | sp. |
| | *Rorippa amphibia* (L.) Bess. | пл. | sp. |
| | *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. | цв., пл. | sp. |
| | *Bidens tripartita* L. | вег. | un. |
| II ярус; проективное покрытие 5 % | *Juncus nastanthus* V. Krecz. et Gontsch. | пл. | sp. |
| | *Limosella aquatica* L. | цв., пл. | sol. |
| | *Ranunculus sceleratus* L. | вег. | un. |
| | *Plantago major* L. | вег. | un. |
| III ярус | *Riccia glauca* | вег. | sol. |
| ПЛОЩАДКА № 2 (4 м$^2$). Оз. Городно, Хвойнинский р-н, 28 VII 1996. Отмель. Песок со слоем ила. ОПП 20 % | | | |
| I ярус; проективное покрытие 5 % | *Salix* sp. | вег. | sol. |
| | *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link | вег. | un. |
| | *Rumex maritimus* L. | цв., пл. | sol. |
| | *Myosotis palustris* L. | цв. | sol. |
| | *Alopecurus aequalis* Sobol. | цв. | un. |
| | *Polygonum amphibium* L. | вег. | un. |
| II ярус; проективное покрытие 15 % | *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. | цв. | sp. |
| | *Ranunculus reptans* L. | цв. | sol. |
| | *Potentilla norvegica* L. | вег. | sol. |
| | *Plantago major* L. | вег. | sol. |

*Subularia aquatica* может служить показателем чистой воды; *Ranunculus reptans, Elatine hydropiper* — показатели нейтральной и щелочной реакции грунта. Сообщества мини-трав в целом, а также отдельные виды могут служить средством экологического мониторинга местности.

Жизненная форма миниатюрных трав есть итог исторического развития растений в определенных условиях среды и представляется единицей эколого-морфологической системы растений, включающей виды, сходные конвергентно по нескольким параметрам: низкорослость (2—5 (15) см), мелкие листья и цветки, быстрый кратковременный рост и развитие (эфемерность). Именно эти специфические качества рассматриваемых herbula pusilla отражают особенности их местообитания.

Эволюционный процесс миниатюризации следует рассматривать как морфоэкологическую адаптацию, как ответную реакцию растений на сокращение срока вегетации в наземных условиях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Зозулин Г. М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центрально-Черноземн. гос. заповедника им. В. В. Алёхина. 1959. Вып. 5. С. 3—14.

*Комаров В. Л.* Некоторые данные по флоре западных уездов Новгородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1895. Т. 25. Отд. ботан. С. 34—36.
*Красная* книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 592 с.
*Марков М. В.* Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 46 с.
*Селиванова Е. А.* О *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel // ДАН СССР. 1929. № 4. С. 447—451.
*Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.
*Таран Г. С.* *Coleanthus subtilis* в пойме средней Оби // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов : Тез. науч. конф. Ч. 1. Уфа, 1989. С. 64.
*Таран Г. С.* Пойменный эфемеретум средней Оби — новый для Сибири класс Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943 на северном пределе распространения // Сиб. экологич. журн. 1994. Т. 1. № 6. С. 595—599.
*Юрова Э. А.* Изучение синузий травяного покрова лиственных лесов Владимирского ополья // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 10. С. 1464—1474.
*Ярошенко П. Д.* Геоботаника. М., 1969. 198 с.
*Gams H.* Importance of growth forms for taxonomical and ecological systematics // Proceed of the 7th Intern. Bot. Congress. Stockholm, 1950.
*Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
*Warming E.* Oecology of plants. Oxford, 1909. 422 p.

Новгородский государственный университет
им. Ярослава Мудрого

Получено 27 II 1997

SUMMARY

The following plants are investigated, *Limosella aquatica* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. parvula* Roem. et Schult., *Juncus nastanthus* V. Krecz. et Gontsch., *Peplis portula* L., *Tillaea aquatica* L., *Littorella uniflora* (L.) Aschers., *Subularia aquatica* L., *Coleanthus subtilis* (Gratt) Seidel., *Elatine hydropiper* L. They are formed in littoral habitats and are of 2—5 cm in height. They have their own ecological space between typically aquatic and land plants. Such life-form is offered to be named miniature grasses.

---

УДК 581.526.323.4 (47)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© Е. П. Сарычева

# ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧЕРНООЛЬХОВЫХ ЛЕСОВ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

E. P. SARYCHEVA. SPATIAL STRUCTURE AND SPECIES DIVERSITY OF BLACK ALDER FORESTS OF NERUSSO-DESNYANSKOE POLESYE

Чериоольховые леса Неруссо-Деснянского Полесья характеризуются значительным видовым разнообразием. Причииой такого разиообразия является их сложная пространственная структура, включающая 5 микроместообитаний: мелководье, валеж, пристволовые повышения ольхи черной, участки почвы с избыточным увлажнением и осоковые кочки. Перечисленные микроместообитания различаются между собой размерами, длительностью существования, причинами происхождения и экологическими условиями. Различия в экологических условиях обусловливают возможиость совместного существоваиия в черноольховых сообществах большого числа видов растений разиых эколого-цеиотических групп и систематической приидлежиости.

Черноольшаники представляют интерес как одна из продуктивных лесных формаций на низинных болотах и сильно обводненных минеральных почвах (Капустинскайте, 1959, 1982; Prieditis, 1997). Черноольховые леса, как и многие другие пойменные лесные сообщества, являются хранителями значительного видового разнообразия (Булатов, 1980; Лайвиньш, 1985; Морозова, 1996). Несмотря на то что черноольшаники представляют собой чрезвычайно интересный объект для исследования, работ по их изучению немного и они посвящены главным образом описаниям

древостоев. Проблемы оценки и поддержания биоразнообразия исследованы еще недостаточно (Смирнова, 1928; Тюрин, 1935; Поляков, 1945; Кундзиньш, 1956; Яковлев, 1946, 1973). Черноольховые леса Неруссо-Деснянского Полесья представляют значительный интерес, поскольку в них сохраняется видовое разнообразие лесных ландшафтов. Хотя они занимают всего 2—5 % от всей территории Полесья, в их пределах произрастают около 14 % от общего числа видов (Евстигнеев, Федотов, 1997).

Цель работы — выявить взаимосвязь структурного и видового разнообразия растительных сообществ черноольховых лесов. Задачи: 1) описать элементы пространственной структуры черноольховых сообществ и дать их экологическую характеристику; 2) провести эколого-ценотический анализ элементов пространственной структуры растительных сообществ и исследовать особенности размещения в них доминантов травяного покрова.

## Район, объекты и методы исследования

Черноольховые леса изучались на территории заповедника «Брянский лес» в пределах Неруссо-Деснянского Полесья. Географические координаты района — 52° 15′—52° 50′ с. ш. и 33° 25′—34° 35′ в. д. В ботанико-географическом плане район относится к зоне широколиственных лесов (Растительность..., 1980). Исследования проводились в притеррасных и пониженных частях поймы р. Неруссы, а также в поймах малых рек Сольки и Скутянки. По флористической классификации исследованные черноольшаники относятся к ассоциации Carici elongatae—Alnetum, по доминантной — к двум ассоциациям: Alnetum phragmitosum и Alnetum variocaricosum (Морозова, 1996). Древесный ярус этих сообществ составлен только *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., он разрежен (сомкнутость крон 0.4). Ольха, как правило, переплетена хмелем. Кустарниковый ярус развит слабо (сомкнутость 0.2).Он включает в себя в среднем 3—4 вида, преобладают *Salix cinerea* L. и *Ribes nigrum* L., единично встречаются *Frangula alnus* Mill. и *Padus avium* Mill. Травяной покров имеет мозаичный характер. Наиболее обильны здесь *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L., *Carex elongata* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. et Steud., *Lysimachia vulgaris* L., *Scutellaria galericulata* L. Местами доминируют *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs., *Eupatorium cannabinum* L., *Carex pseudocyperus* L., *Alisma plantago-aquatica* L. Наземных мхов крайне мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium medium* (B. S. G.) Kop., *Climacium dendroides* Web. et Mohr., *Brachythecium rivulare* (Bruch.) Bryol. eur. Для рассматриваемых сообществ характерен повторяющийся набор элементов пространственной структуры — микроместообитаний (microsites), которые и являются основными объектами нашего исследования.

Исследованы 4 участка черноольховых лесов в поймах рек Неруссы, Сольки и Скутянки. На каждом участке были сделаны геоботанические описания на площадках в 100 м$^2$. Ценотическая значимость каждого вида определялась по шкале Браун-Бланке. На площадках были выделены 5 типов микросайтов: 1) мелководье (местообитания с проточным увлажнением); 2) участки почвы с избыточным увлажнением; 3) приствoловые повышения ольхи черной; 4) валеж (перегнивающие стволы деревьев); 5) кочки, образованные дерновинными осоками. Их пространственное расположение было закартировано. В каждом типе микросайтов закладывали площадки 5 × 5 м, составляли общий флористический список с балловыми характеристиками покрытия—обилия по Браун-Бланке. Был проведен подсчет числа особей доминантов и их сплошное картирование. Для определения диапазонов экологических условий, в которых произрастают исследуемые виды, геоботанические описания и видовые списки по каждому типу микросайтов обрабатывали по программе «Ecoscale». Результатом обработки явилось получение диапазонов экологических условий на каждом типе микросайтов. Доминанты травяного покрова черноольховых

лесов мы распределили по 5 эколого-ценотическим свитам в понимании А. А. Ниценко (1969): бореальная, неморальная, черноольховая, водно-болотная и лугово-опушечная.

## Результаты и их обсуждение

При изучении выделенных микросайтов было установлено, что они могут существовать как изолированно друг от друга, так и находиться в пределах других микросайтов. Так, осоковые кочки могут существовать на мелководье, на валеже, на участках почвы с избыточным увлажнением. Ольха, на приствoловых повышениях которой находят приют многие лесные растения, произрастает на мелководье и на участках почвы с избыточным увлажнением. Таким образом, исследованные микросайты образуют вложенные мозаики (рис. 1).

Существенной характеристикой структуры черноольховых сообществ является распределение микросайтов по классам размеров и соотношение их площадей в пределах сообществ (табл. 1). Все микросайты были разделены на 2 группы: микросайты, имеющие биогенную причину своего появления (валеж, приствoловые повышения ольхи, осоковые кочки), и микросайты абиогенного происхождения (мелководье, участки почвы с избыточным увлажнением). Исследования (Евстигнеев и др., 1995, 1996) показывают, что в ненарушенных черноольшаниках участки с избыточным увлажнением и мелководье находятся под постоянным контролем деятельности бобров.

Кроме размеров и причин происхождения важной характеристикой микросайтов является длительность их существования. На исследованных малых реках, где сохранились популяции бобра, время существования мелководья и участков почвы с избыточным увлажнением зависит от длительности использования территории бобрами, что составляет примерно 5—10 лет, после чего бобры оставляют поселение и ищут другой кормовой участок (Евстигнеев, Беляков, 1997). Через некоторое время гидрологический режим на месте заброшенного поселения меняется. Длительность существования приствoловых повышений ольхи тоже достаточно велика, если учесть, что у ольхи процесс порослеобразования, в результате которого образуются приствoловые повышения, может наблюдаться даже в 200-летнем возрасте (Капустинскайте, 1959). Время существования валежа в условиях повышенного увлажнения составляет 10—15 лет. Длительность жизни дерновинных осок не превышает 10 лет (Алексеев, 1996).

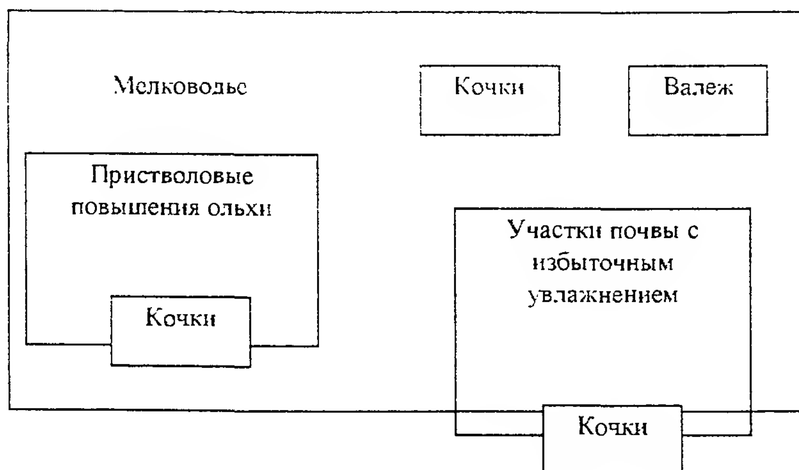



Рис. 1. Вложенные мозаики микроместообитаний черноольховых сообществ в Неруссо-Деснянском Полесье.

ТАБЛИЦА 1

Иерархия микросайтов черноольховых сообществ Неруссо-Деснянского Полесья

| Типы микросайтов | Размеры, м$^2$ | Причины появления |
|---|---|---|
| Мелководье | 100—10000 | Поемный режим реки |
| Участки почвы с избыточным увлажнением | 10—100 | Деятельность бобров |
| Пристволовые повышения ольхи черной | 1—10 | Популяционная жизнь ольхи черной |
| Валеж | 1—4 | |
| Осоковые кочки | 0.1—0.2 | Популяционная жизнь дерновинных осок |

Важной характеристикой перечисленных выше микросайтов являются разные экологические условия. С помощью программы «Ecoscale» нами были определены диапазоны экологических факторов для каждого типа микросайтов. Результаты обработки представлены на рис. 2, из которого видно, что диапазоны экологических факторов на разных типах местообитаний различаются достаточно сильно, особенно это касается увлажнения, кислотности почвы, переменности увлажнения. Например, если пристволовые повышения ольхи характеризуются сыролесолуговым увлажнением, то мелководье — болотно-лесолуговым. Для валежа отмечена нейтральная и слабощелочная реакция почвы, а для осоковых кочек — кислая и слабокислая

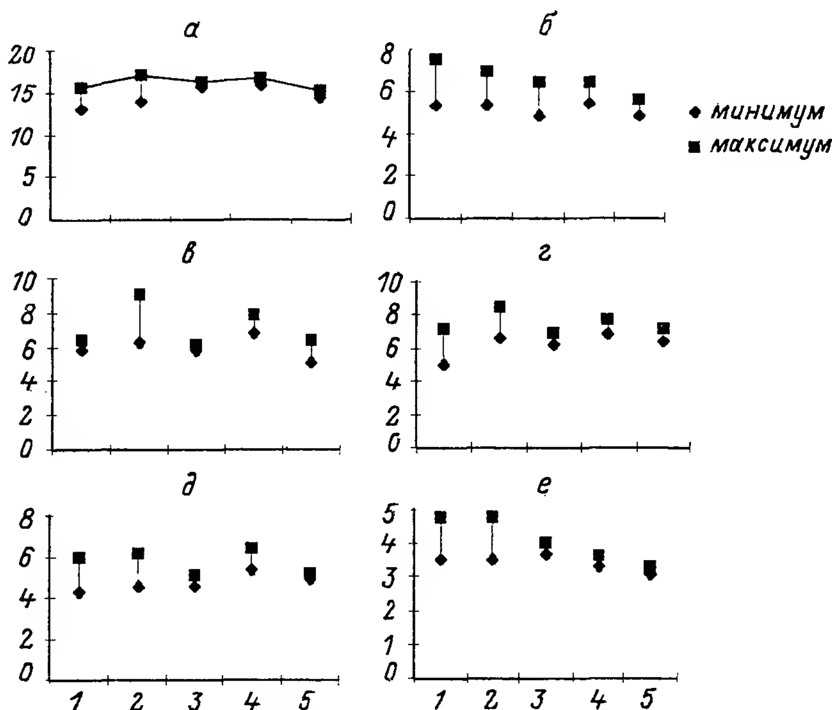



Рис. 2. Диапазоны экологических факторов для разных типов микросайтов черноольховых сообществ Неруссо-Деснянского Полесья.

По осям абсцисс — типы микросайтов: *1* — пристволовые повышения ольхи черной, *2* — валеж, *3* — мелководье, *4* — участки почвы с избыточным увлажнением, *5* — осоковые кочки. По осям ординат — экологические факторы (в баллах, по: Цыганов, 1983): *а* — увлажнение, *б* — богатство почвы азотом, *в* — солевое богатство почвы, *г* — кислотность почвы, *д* — переменность увлажнения, *е* — освещенность.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика различных типов микросайтов в черноольховых сообществах Неруссо-Деснянского Полесья

| Показатели | Типы микросайтов | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Пристволовые повышения | Валеж | Мелководье | Участки почвы с избыточным увлажнением | Осоковые кочки |
| Число видов | 71 | 33 | 35 | 28 | 25 |
| Плотность растений, шт./м$^2$ | 18.7 | 21.6 | 9.8 | 9.6 | 4.1 |
| Число эколого-ценотических свит | 5 | 4 | 3 | 4 | 3 |

реакция. Различия в экологических условиях на разных типах микросайтов влекут за собой различия в видовом составе травяного яруса, пространственном расположении этих видов, их плотности, количестве эколого-ценотических свит (табл. 2). Максимальное число видов и эколого-ценотических свит зарегистрировано на пристволовых повышениях, минимальное — на осоковых кочках. В то же время максимальная плотность растений отмечена на валеже, минимальная — на осоковых кочках. Специфичность экологического режима разных микросайтов определяет доминирующую эколого-ценотическую свиту. Так, виды нитрофильной свиты доминируют на 4 типах микросайтов: на пристволовых повышениях (33.8 %), на осоковых кочках (50 %), на валеже (54.5 %) и на участках почвы с избыточным увлажнением (53.6 %). Водно-болотные виды (55.9 %) доминируют только на мелководье, лугово-опушечные — на пристволовых повышениях. В то же время неморальные виды представлены только на пристволовых повышениях (7 %), где условия увлажнения благоприятны для их выживания, а бореальные виды имеют более широкий набор микросайтов, пригодных для обитания (табл. 3).

Исследования микросайтов с позиции видового богатства показали, что на пристволовых повышениях ольхи черной произрастает наибольшее число видов сосудистых растений — 85, но часть из них проходят лишь ранние этапы онтогенеза, а затем погибают, очень редко доживая до генеративного состояния. К этой группе относятся в основном древесные растения (*Betula pubescens* Ehrh., *Corylus avellana* L., *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Salix cinerea* L., *S. triandra* L., *S. caprea* L.,

ТАБЛИЦА 3

Соотношение эколого-ценотических свит на разных типах микросайтов в черноольховых сообществах Неруссо-Деснянского Полесья, %

| Эколого-ценотические свиты | Типы микросайтов | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Пристволовые повышения ольхи | Валеж | Мелководье | Участки почвы с избыточным увлажнением | Осоковые кочки |
| Нитрофильная | 33.8 | 54.5 | 38.2 | 53.6 | 50.0 |
| Водно-болотная | 28.2 | 27.3 | 55.9 | 28.6 | 37.5 |
| Лугово-опушечная | 21.1 | 12.1 | 5.9 | 10.7 | 12.5 |
| Неморальная | 7.0 | — | — | — | — |
| Бореальная | 9.9 | 6.1 | — | 7.1 | — |

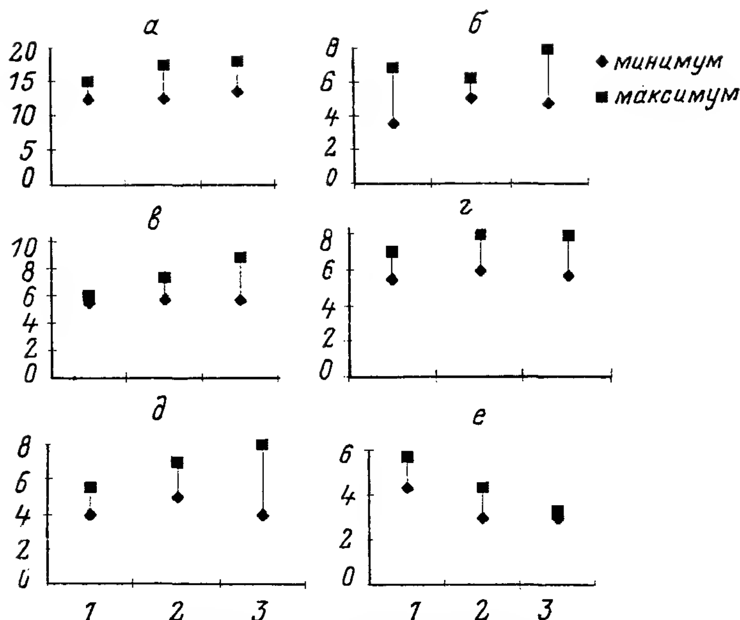



Рис. 3. Диапазоны экологических факторов для разных частей приствоповых повышений ольхи черной в Неруссо-Деснянском Полесье.

По осям абсцисс — части приствопового повышения ольхи: *1* — верхняя, *2* — средняя, *3* — нижняя. По осям ординат — экологические факторы (в баллах, по: Цыганов, 1983), обозначения те же, что и на рис. 2.

*Ulmus glabra* Huds., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Quercus robus* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L.). Гибель этих видов можно объяснить отчасти жесткими конкурентными отношениями (Юркевич и др., 1968), а отчасти — неблагоприятными для взрослых особей экологическими условиями. Из 85 видов, встречающихся на приствоповых повышениях, при оценке видового богатства учитывался только 71 вид (растения, проходящие весь онтогенез). Но даже если принимать во внимание 71 вид из 85, возникает вопрос, каким образом растения, относящиеся к разным эколого-ценотическим свитам, т. е. приспособленные к разным экологическим условиям, могут произрастать в пределах одного микросайта? На это обратил внимание еще Ю. Д. Цинзерлинг (1938), который отметил, что в верхней части приствоповых повышений встречаются в значительных количествах мезофильные представители лесной растительности, а в нижних частях — очень влаголюбивые растения. При выявлении приуроченности эколого-ценотических свит к разным частям приствопового повышения было установлено, что к верхней части тяготеют бореальные, к средней — нитрофильные, к нижней — водно-болотные виды. В связи с этим приствоповое повышение ольхи черной было разделено на 3 части. С помощью компьютерной программы «Ecoscale» были получены данные по диапазонам экологических факторов в этих частях (рис. 3). Можно сделать вывод, что разным частям приствопового повышения соответствуют разные диапазоны экологических факторов, чем объясняется существование в пределах одного типа микросайта разных эколого-ценотических свит. Таким образом, в данном случае мозаика травяного покрова проявляется в пределах одного микросайта.

Исследования показали, что микросайты имеют характерные виды-доминанты или их наборы. Так, на приствоповых повышениях и на валеже доминирует бореальный вид *Dryopteris carthusiana*. Присутствие его можно объяснить наиболее благоприятным режимом увлажнения. На валеже кроме упомянутого выше папоротника доминирует *Carex elongata*. Для этого вегетативно неподвижного, размножающегося преимущественно семенным путем вида влажный субстрат перегнивающих колод

(валежа) наиболее пригоден для прорастания семян. На мелководье доминируют преимущественно водно-болотные виды: *Cicuta virosa, Alisma plantago-aquatica, Oenanthe aquatica* и *Carex pseudocyperus*, способные закрепляться на сильно переувлажненном торфянисто-перегнойном субстрате мелководья. Кроме того, для перечисленных выше доминантов мелководья характерно наличие воздухоносных тканей в многолетних частях, что облегчает их продолжительное существование в воде. Доминирование *Carex pseudocyperus* на мелководье можно объяснить так: рыхлый, обильно увлажненный субстрат мелководья весьма удобен для вегетативного разрастания этого длиннокорневищного вида, а валеж, пристволовые повышения и осоковые кочки, наоборот, неудобны. На участках почвы с избыточным увлажнением доминируют *Thyselinum palustre* и *Eupatorium cannabinum*, на осоковых почвах — *Carex elongata.*

## Выводы

1. Слабонарушенные черноольховые леса характеризуются сложной пространственной структурой, основными элементами которой являются 5 типов микросайтов: мелководье, участки с избыточным увлажнением, валеж, пристволовые повышения ольхи черной, осоковые кочки.

2. Выявленные микросайты образуют иерархические ряды мозаик, которые отличаются размерами, длительностью существования, экологическими характеристиками, общим набором видов и набором доминантов.

3. Разнообразие микросайтов обусловливает возможность совместного существования в черноольховых сообществах большого числа видов растений разных эколого-ценотических групп и систематической принадлежности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Алексеев Ю. А.* Осоки. М., 1996. 251 с.

*Булатов М. И.* Распространение ольхи черной в Подмосковье // Лесоведение. 1980. № 5. С. 108—109.

*Евстигнеев О. И., Беляков К. В.* Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34—41.

*Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляева Т. В., Косенко С. М.* Популяционная организация лесных биоценозов в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского Полесья // Популяционная экология. М., 1995. С. 17—34.

*Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В.* Роль бобра в популяционной организации лесных биогеоценозов долин малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. 5-й науч. конф. памяти проф. А. А. Уранова. М., 1996. Ч. 1. С. 114—115.

*Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П.* Конспект флоры сосудистых растений Неруссо-Деснянского физико-географического района // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск, 1997. С. 37—81.

*Капустинскайте Т. К.* Естественное возобновление черноольшаников и влияние осушения на их рост в Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Каунас, 1959. 16 с.

*Капустинскайте Т. К.* Изменение черноольшаников под влиянием осушения // Лесн. хоз-во. 1982. № 9. С. 70—75.

*Кундзиньш А. В.* Естественное семенное возобновление черной ольхи // Тр. Ин-та лесохозяйств. проблем. Рига, 1956. Т. 11. С. 11—16.

*Лайвиньш М. Я.* Черноольховые лесные сообщества (Carci elongatae—Alnetum Koch 1926) озерных островов Латвии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1199—1208.

*Морозова О. В.* Классификация лесной растительности заповедника «Брянский лес» // Летопись природы. М., 1996. Кн. 9. С. 28—73.

*Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1015.

*Поляков В. Я.* Ольшаники Марковичской дачи // Тр. Сибирск. лесотехн. ин-та. 1945. Вып. 8. С. 20—23.

*Растительность* европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.

*Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергофского ест.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—269.

*Тюрин А. В.* Производительность лесонасаждений черной ольхи в СССР // Зап. Воронеж. с.-х. ин-та. 1935. Т. 17. С. 83—87.

*Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 355—428.

*Цыганков Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 215 с.

*Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф.* Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск, 1968. 376 с.

*Яковлев Ф. С.* Классификация и основные закономерности распределения черноольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Нижней Волги // Учен. зап. Воронеж. лесотехн. ин-та. 1946. Вып. 9. С. 40—55.

*Яковлев Ф. С.* Ольха черная // Тр. заповедника «Кивач». 1973. Вып. 2. С. 23—31.

*Prieditis N. Alnus glutinosa* — dominated wetlands forests of the Baltic Region: community structure, syntaxonomy and conservation // Plant Ecology. 1997. Vol. 1. N 129. P. 49—94.

Пущинский государственный университет

Получено 20 III 1998

SUMMARY

The black alder communities are characterised by large species diversity. The cause of such diversity is the complicated spatial structure of black alder communities. Spatial structure is presented by five elements (microsites). They are distinguished by size, time of existance, causes of origin, ecological conditions. Differences in ecological conditions between various microsites cause differences in species composition.

---

УДК 581.9(571.651)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

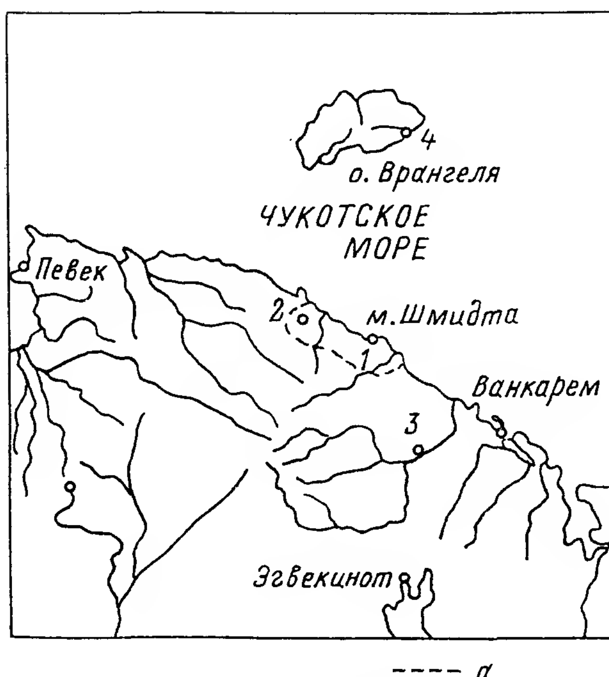
© **В. В. Петровский**

# БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ СЕВЕРНОЙ ОКРАИНЫ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ

V. V. PETROVSKY. THE BOTANICAL-GEOGRAPHICAL FEATURES OF THE FLORA OF THE NORTHERN MARGIN OF CHUKCHI MOUNTAINS

Ботанико-географический анализ флоры северной окраины Чукотского нагорья в районе 180-го меридиана и сравнение двух локальных флор региона с таковыми близлежащих районов дают основание отнести эту территорию к Центрально-Чукотскому округу Континентально-Чукотской подпровинции Чукотской флористической провинции и позволяют выделить ее в пределах округа в Северный район, флора которого отличается от сравниваемых региональных флор меньшей долей гипоарктических, бореальных и континентальных элементов и в то же время повышенной долей видов арктической фракции.

Чукотское нагорье — один из труднодоступных регионов северо-востока Азии. Ботанико-географические исследования здесь стали возможны благодаря интенсивному развитию горнодобывающей индустрии и связанных с этим поисковых и разведочных работ. Растительный покров на севере региона и особенно в окрестностях порта Мыс Шмидта и прииска Полярный претерпел за последнее время заметную трансформацию в связи со строительством разного рода коммуникаций, сооружений и эксплуатацией недр. Это обстоятельство определило необходимость оперативного фиксирования современного состояния флоры и растительности в окрестностях названных населенных пунктов.




Район исследования.

Локальные флоры: *1* — «Мыс Шмидта», *2* — «Полярный», *3* — «Перевальная», *4* — «Бухта Роджерс». *а* — граница территории РФ СОЧН.

Район пос. Полярный в 1966 г. впервые был обследован группой ботаников: Т. Г. Дервиз-Соколовой (Московский государственный университет), П. Г. Жуковой, В. В. Петровским и Б. А. Юрцевым (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР — БИН). На основе собранных ими материалов был составлен список (перечень) видов сосудистых растений локальной флоры окрестностей прииска Полярный. Первые фрагментарные сведения о флоре района мыса Шмидта появились в литературе еще в конце XIX в. В научном отчете экспедиции А. Э. Норденшельда на корабле «Вега» ботаником F. Kjellman (1883) сообщается о произрастании в районе мыса Иркарпий (прежнее название мыса Шмидта) 54 видов цветковых растений.

Серьезно пополняться данные о флоре этого района начали в 1930-х гг. Сборы сотрудников полярной станции «Мыс Шмидта» стали первыми документированными материалами с этой территории в гербарии БИН в Ленинграде. В 1937 г. в окрестностях мыса Шмидта совершил ботанические экскурсии известный тундровед Б. Н. Городков (1946), чьи коллекции и публикации долгое время оставались основной информацией о растительном мире этой территории. Начиная с 1964 г. район неоднократно посещался сотрудниками БИН. Основную часть гербарных коллекций из этого района составляют сборы 1965 и 1966 гг., сделанные Жуковой, Петровским и Юрцевым (Юрцев и др., 1973, 1975). В последующие годы коллекция пополнилась сборами этих и других коллекторов, в частности Ю. П. Кожевникова (БИН). Все эти материалы послужили основой для составления списка видов местной флоры и экологической характеристики видов сосудистых растений, населяющих территорию. В настоящее время список включает в себя 295 видов сосудистых растений.

Рассматриваемая нами территория (см. рисунок), охватывающая пос. Полярный, мыс Шмидта и их окрестности (в последующем для краткости обозначаемая как территория СОЧН — северной окраины Чукотского нагорья), представляет собой окраинную часть северных отрогов Экиатапского хребта — одного из крупнейших

элементов в системе поднятий Чукотского нагорья. Основные параметры климата и характер растительного мира района определяются широтным положением территории СОЧН (68°55′ с. ш.) и близостью холодного Чукотского моря. В ландшафте района сочетаются пространства низменной приморской равнины и вклинивающиеся в нее с юга горные гряды с высотными отметками от 200 до 600 м над ур. м.

Горно-равнинный рельеф и определяет основное разнообразие флоры и растительных сообществ, довольно типичных для чукотского сектора подзоны арктических тундр (мыс Шмидта) и северного варианта северных гипоарктических тундр (прииск Полярный) в трактовке Юрцева (1973).

Заметно влияет на характер парциальных флор литологический состав почвообразующих пород. В окрестностях пос. Полярного в бассейне р. Пильхынкуль преобладают осадочные породы кислого состава, значительно реже встречаются выходы карбонатных пород. В районе мыса Шмидта четвертичные отложения местами прерываются интрузиями основного состава (габбро и др.), где можно наблюдать весьма своеобразные парциальные флоры и растительные группировки.

На обширных участках низменной равнины набор растительных сообществ сравнительно однообразен и зависит главным образом от степени дренированности (или обводненности). В большей части переувлажненных депрессий преобладают травяно-моховые сообщества с господством *Carex aquatilis* subsp. *stans, Eriophorum polystachion, E. russeolum* и почти постоянным участием *Dupontia psilosantha, Hierochloë pauciflora, Carex rotundata.*

В непосредственной близости от побережья на участках с полигонально-валиковым микрорельефом парциальная флора депрессий оказывается богаче — здесь нередко отмечаются *Luzula wahlenbergii, Poa arctica, Salix fuscescens, Saxifraga foliolosa, S. hirculus, Pedicularis pennellii.* На умеренно дренированных участках обычны сообщества с господством *Eriophorum vaginatum* (кочкарные тундры) и *Carex lugens* (бугорковые тундры), отличающиеся от более южных (гипоарктических) вариантов большим участием арктоальпийских видов: здесь нередки пятна суглинистого грунта, заселяющиеся видами мелкого разнотравья. Сообщества с отчетливо выраженным ярусом кустарников практически не встречаются. Лишь на дренированных и хорошо прогреваемых склонах в узких долинах ручьев встречаются куртины и отдельные кусты *Salix glauca, S. krylovii, S. saxatilis, S. chamissonis.* На склонах и вершинах горных гряд лишь местами отмечаются участки с сомкнутым растительным покровом. На большей же части территории господствуют суглинисто-щебнистые поверхности, в разной степени заселенные цветковыми растениями и куртинами мхов и лишайников. В наиболее благоприятных местообитаниях встречаются сообщества с доминированием *Dryas punctata, D. incisa*, а на карбонатных субстратах — также с *D. chamissonis* и *D. integrifolia.* Большая часть цветковых растений произрастает вне сомкнутых растительных сообществ: на щебнистых вершинах, осыпях, суглинисто-щебнистых делювиальных шлейфах и террасах, каменистых склонах, песчано-галечных речных аллювиях и приморских косах.

Поскольку территории локальной флоры (ЛФ) «Мыс Шмидта» и ЛФ «Полярный» находятся в разных ботанико-географических подзонах (Юрцев, 1973), встречаемость и численность популяций многих видов заметно различаются в разных частях территории СОЧН.

Приводим данные, характеризующие частоту встречаемости и основные местообитания всех видов, отмеченных в районе. После двоеточия цифрой 1 обозначается присутствие вида в ЛФ «Мыс Шмидта», цифрой 2 — присутствие в ЛФ «Полярный».

*Woodsiaceae. Woodsia glabella* R. Br. — очень редко, на склонах и береговых обрывах: 2.

*Athyriaceae. Cystopteris dickieana* R. Sim. — редко, на склонах и береговых обнажениях: 2.

*Equisetaceae. Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — нередко, в поймах ручьев, у водотоков, в полосах стока: 1, 2. *E. variegatum* Schleich. — нечасто, в поймах ручьев и речек: 2.

*Lycopodiaceae. Lycopodium selago* L. subsp. *arcticum* Tolm. — редко, в местах залеживания снега: 1, 2.

*Selaginellaceae. Selaginella sibirica* (Milde) Hieron — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах: 2.

*Potamogetonaceae. Potamogeton sibiricus* A. Benn. — редко, в озерках поймы и приморской равнины: 2.

*Poaceae. Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — обычно, на щебнистых вершинах, террасах, у скал, на приморских галечных косах и гривах: 1, 2. *H. pauciflora* R. Br. — нечасто, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — нередко, в местах залеживания снега, у подножий скал, по берегам лагун и водотоков: 1, 2. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal — нечасто, в бугорковых тундрах, у подножий склонов: 1, 2. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины, в полосах стока: 1, 2. *Calamagrostis deschampsioides* Trin. — редко, по берегам лагун: 1, 2. *C. holmii* Lange — нечасто, на гривах и валиках полигональных болот, у подножий скал: 1, 2. *C. kolymensis* Kom. — нередко, на приморских косах и валиках полигональных болот: 1, 2. *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. — редко, на береговых склонах и перегибах горных террас: 1, 2. *C. purpurea* (Trin.) Trin. — редко, в поймах ручьев: 1. *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, на пятнах суглинка: 1, 2. *D. brevifolia* R. Br. — очень редко, в пятнистых тундрах приморской полосы: 1 и перегибах горных террас: 1, 2. *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. — нередко, в поймах ручьев, на склонах, приморских косах, у снежников: 1, 2. *Pleuropogon sabinii* R. Br. — очень редко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena* — обычно, на береговых склонах, у снежников, на приморских косах, у дорог и насыпей: 1, 2. *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — нечасто, по берегам ручьев, на приморских косах: 1, 2. *P. arctica* R. Br. — обычно, в сырых и влажных тундрах, на косах, у скал, на аллювиях: 1, 2. *P. glauca* Vahl — нечасто, на щебнистых склонах, вершинах, галечниках: 2. *P. malacantha* Kom. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах, на галечниковых косах и каменистых гривах: 1, 2. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — редко, у снежников и водотоков: 1, 2. *P. pseudoabbreviata* Roshev. — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах, на галечниках: 1, 2. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины, по краям озерков: 1, 2. *Dupontia fisheri* R. Br. — редко, в сырых депрессиях приморских террас: 2. *D. psilosantha* Rupr. — нередко, в сырых депрессиях: 1, 2. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — нередко, у снежников, по берегам лагун: 1, 2. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. — редко, на приморских косах: 1. *P. lenensis* (Holmb.) Tzvel. — редко: 1. *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. — нечасто, по берегам лагун: 1. *P. tenella* (Lange) Holmb. — нередко, на галечных приморских косах: 1, 2. *Festuca altaica* Trin. — нечасто, у подножий склонов, на береговых обрывах, в поймах ручьев: 1, 2. *F. baffinensis* Polun. — редко, на выходах карбонатных пород: 2. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на приморских косах, у скал: 1, 2. *F. brevissima* Jurtz. — редко, на щебнистых вершинах и склонах: 2. *F. hyperborea* Holmen ex Frederiksen — редко, в пятнистых щебнисто-суглинистых тундрах, на приморских косах: 1, 2. *F. rubra* L. s. l. — редко, в поймах ручьев: 1, 2. *Bromus pumpellianus* Scribn. — нечасто, на береговых склонах, у скал: 1, 2. *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. — редко, в поймах ручьев, на приморских косах: 1, 2. *L. villosissimus* (Scribn.) Tzvel. — очень редко, на песчано-галечных приморских косах: 1.

*Cyperaceae. Eriophorum callitrix* Cham. ex C. A. Mey. — редко, в полосах стока на склонах: 1, 2. *C. medium* Anderss. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *E. polystachion* L. — обычно, доминирует в депрессиях приморской равнины и на сырых участках пологих склонов: 1, 2. *E. russeolum* Fries — нередко, в депрессиях приморской равнины: 1, 2. *E. scheuchzeri* Hoppe — нередко, по краям водотоков, у дорог: 1, 2. *E. triste* (Th. Fries) Hadač et A. Löve — редко, на выходах карбонатных суглинков, в сырых суглинистых тундрах: 1, 2. *E. vaginatum* L. — нередко, на пологих склонах и дренированных террасах, местами обильно: 1, 2. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — нечасто, на южных склонах и сухих террасах: 2. *Carex concolor* R. Br. — обычно, в сырых депрессиях приморской равнины, в полосах стока; доминант гигрофильных сообществ на участках полигональных заболоченных тундр: 1, 2. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth — редко, в поймах рек и ручьев: 2. *C. glareosa* Wahlenb. — редко, в приливной полосе морских побережий: 2. *C. lachenalii* Schkuhr — редко, у снежников, у подножий скал: 1, 2. *C. lugens* H. T. Holm. — обычно, на пологих склонах, нередко доминирует в пятнистых травяно-моховых тундрах: 1, 2. *C. membranacea* Hook. — редко, на сыром карбонатном делювии: 1, 2. *C. marina* Dew. — редко, в полосах обогащенного стока: 1. *C. misandra* R. Br. — нечасто, в полосах стока, у подножий склонов: 1, 2. *C. podocarpa* R. Br. — нечасто, у водотоков, в местах залеживания снега: 1, 2. *C. rariflora* (Wahlenb.)

Smith — редко, в сырых депрессиях: 2. *C. rotundata* Wahlenb. — нередко, в полосах стока и в депрессиях приморской равнины: 1, 2. *C. rupestris* All. — нередко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах гряд: 1, 2. *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — редко, в сырых пятнистых тундрах, у водотоков, в полосах стока: 1. *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem. — нечасто, по берегам лагун, на отлогих морских косах в приливной полосе: 1, 2. *C. ursina* Dew. — очень редко, в приливной полосе побережий: 2. *C. vaginata* Tausch. subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. — редко, на береговых склонах у водотоков: 1, 2.

*Juncaceae. Luzula beringensis* Tolm. — редко, на галечниках рек и приморских террасах: 2. *L. confusa* Lindeb. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на скалах и галечных косах, у насыпных дорог: 1, 2. *L. multiflora* (Ehrh.) Lej. subsp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm. — редко, на береговых склонах: 1. *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — нередко, на склонах и вершинах, у скал, на местах снежников, на бровках полигонов и на пятнах суглинистых грунтов: 1, 2. *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. — редко, у подножий склонов, на приморских косах, у снежников: 1, 2. *L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake — редко, в местах залеживания снега: 1, 2. *L. wahlenbergii* Rupr. — нередко, в сырых полигональных болотах приморской равнины: 1, 2. *Juncus biglumis* L. — нередко, в сырых депрессиях, в полосах стока, на валиках полигонов: 1, 2. *J. castaneus* Smith — редко, в поймах рек и ручьев, у водотоков: 1, 2.

*Liliaceae. Allium schoenoprasum* L. — очень редко, в поймах ручьев, у водотоков: 1, 2. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — нередко, в щебнистых и каменистых тундрах, на скалах и приморских косах, на береговых склонах, у снежников: 1, 2.

*Salicaceae. Salix arctica* Pall. — редко, на галечных косах: 1. *S. chamissonis* Anderss. — нередко, в поймах ручьев, у подножий склонов, на приморских косах: 1, 2. *S. glauca* L. — нечасто, у подножий склонов, в поймах ручьев: 1, 2. *S. glacialis* Anderss. — редко, на приморских косах, по берегам лагун: 1, 2. *S. fuscescens* Anderss. — нередко, на приморских косах, в полигональных тундрах приморской равнины и в сырых депрессиях на склонах: 1, 2. *S. krylovii* E. Wolf — редко, в поймах ручьев, на береговых склонах: 1. *S. nummularia* Anderss. — редко, на песчано-галечных косах: 1. *S. phlebophylla* Anderss. — нередко, на щебнистых склонах и вершинах, на галечных косах, у скал: 1, 2. *S. polaris* Wahlenb. — обычно, у снежников, в пятнистых тундрах, у скал, на валиках и в ложбинах полигонов: 1, 2. *S. pulchra* Cham. — нередко, в кочкарных и бугорковых тундрах: 1, 2. *S. reptans* Rupr. — нечасто, в сырых пятнистых тундрах, на валиках полигонов, на приморских косах: 1, 2. *S. reticulata* Anderss. — нечасто, у снежников, у подножий склонов: 1, 2. *S. rotundifolia* Anderss. — редко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах, на выходах карбонатных пород: 1, 2. *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — нечасто, на пойменных террасах: 2. *S. sphenophylla* A. Skvorts. — нечасто, на щебнистых склонах, вершинах и галечных косах: 1, 2. *S. tschuktschorum* A. Skvorts. — редко, у подножий склонов, среди каменистых россыпей: 1, 2.

*Betulaceae. Betula exilis* Sukacz. — нечасто, на дренированных террасах приморской равнины, в бугорковых травяно-кустарниковых тундрах: 1, 2.

*Polygonaceae. Oxyria digyna* (L.) Hill. — нечасто, у снежников, в долинах ручьев: 1, 2. *Rumex arcticus* Trautv. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *R. graminifolius* Lamb. — редко, на песчано-галечных террасах рек и морских побережий: 2. *Koenigia islandica* L. — редко, в пятнистых тундрах, по берегам лагун: 1, 2. *Polygonum bistorta* L. subsp. *plumosum* (Small) Hult. — редко, у подножий склонов, в поймах ручьев: 1, 2. *P. tripterocarpum* A. Gray — обычно, в щебнистых и травянистых тундрах, от вершин до морских побережий: 1, 2. *P. viviparum* L. — нередко, в щебнистых, пятнистых и травяных тундрах, у скал, в поймах ручьев, на косах: 1, 2.

*Portulacaceae. Claytonia acutifolia* Pall. ex Schult. — нередко, в травяных тундрах на склонах и на приморской равнине: 1, 2. *C. tuberosa* Pall. ex Schult. — редко, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2.

*Caryophyllaceae. Stellaria ciliatosepala* Trautv. — нередко, в травяных тундрах приморской равнины, в поймах ручьев: 1, 2. *S. crassifolia* Ehrh. — очень редко, в поймах ручьев, по берегам озерков: 1. *S. edwardsii* R. Br. — нередко, в щебнистых и пятнистых тундрах на склонах и вершинах, на галечных косах: 1, 2. *S. fischeriana* Ser. — очень редко, в поймах ручьев: 1, 2. *S. humifusa* Rottb. — нередко, по берегам лагун, на приморских косах: 1, 2. *S. monantha* Hult. — очень редко, на сухих песчано-галечных террасах: 1. *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. — нечасто, на береговых склонах, в поймах ручьев, у снежников: 1, 2. *C. bialynickii* Tolm. — нечасто, на галечных косах, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *C. jenisejense* Hult. — редко, в поймах ручьев: 1, 2. *Silene acaulis* (L.) Jacq. — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 2. *S. stenophylla* Ledeb. — нечасто, на щебнистых вершинах, галечных террасах: 2. *Sagina intermedia* Fenzl — редко, в пятнистых тундрах и на приморских косах: 1, 2. *Minuartia arctica* (Stev. et Ser.) Graebn. — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах

и вершинах: 1, 2. *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. — редко, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — нечасто, в щебнистых и пятнистых тундрах, на приморских косах: 1, 2. *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern. — нечасто, на галечных косах, щебнистых склонах, у скал: 1, 2. *Honkenya peploides* (L.) Ehrh. subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult. — нечасто, на галечных косах, по берегам лагун: 1. *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeil — редко, в поймах ручьев и рек: 2. *Gastrolychnis affinis* (J. Vahlex Fries) Tolm. et Kozhanczikov — редко, на щебнистых склонах, у скал: 1, 2. *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov — редко, в полосах стока, у водотоков: 1, 2. *G. macrosperma* (A. Pors.) Tolm. et Kozhanczikov — редко, на щебнистых склонах, террасах и вершинах: 2.

*Ranunculaceae. Caltha arctica* R. Br. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины, в полосах стока: 1, 2. *Aconitum productum* Reichenb. — редко, на береговых склонах, у нор сусликов: 1, 2. *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm. — нечасто, в полосах стока: 1, 2. *Anemone sibirica* L. — нечасто, на береговых склонах, у снежников, водотоков: 2. *Ranunculus gmelinii* DC. — редко, в сырых депрессиях пойм, по берегам озерков: 2. *R. hyperboreus* Rottb. — нечасто, по берегам лагун, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *R. nivalis* L. — нередко, у снежников, у подножий склонов: 1, 2. *R. pallasii* Schlecht. — редко, в воде озерков: 2. *R. pygmaeus* Wahlenb. — редко, но местами обильно, у снежников: 1, 2. *R. tricrenatus* (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky — редко, по берегам лагун, в придорожных канавах: 1. *R. turneri* Greene — редко, в поймах ручьев и рек, у снежников: 2. *R. sulphureus* C. J. Phipps — редко, у снежников и водотоков: 1, 2.

*Papaveraceae. Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — нечасто, на береговых склонах, у скал: 1, 2. *P. microcarpum* DC. s. str. — редко, в щебнистых тундрах на вершинах и склонах гор: 2. *P. polare* (Tolm.) Perf. — нередко, на приморских косах: 1. *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — нечасто, на влажных щебнисто-суглинистых карбонатных субстратах в полосах стока: 1, 2. *P. schamurinii* Petrovsky — редко, на приморских косах и каменистых склонах: 1.

*Fumariaceae. Corydalis arctica* M. Pop. — редко, у водотоков на склонах: 2.

*Brassicaceae. Eutrema edwardsii* R. Br. — редко, у водотоков и в полосах стока: 2. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — редко, на щебнистых склонах и сухих террасах: 2. *Cardamine bellidifolia* L. — нередко, у снежников, скал, на щебнистых склонах и приморских косах: 1, 2. *C. digitata* Richards. — редко, в поймах ручьев, на береговых склонах: 1, 2. *C. hyperborea* O. E. Schulz — редко, в поймах ручьев: 1, 2. *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — нередко, в сырых травяных тундрах, у водотоков: 1, 2. *Arabis umbrosa* Turcz. — редко, на галечниках рек и приморских кос: 2. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel — нередко, на береговых склонах, на приморских косах: 1, 2. *Draba alpina* L. — редко, у снежников, на скалах: 1. *D. arctogena* E. Ekman — редко, на галечных косах: 1, 2. *D. barbata* Pohle — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *D. eschscholtzii* Pohle ex N. Busch — редко, у скал, на приморских косах: 1, 2. *D. fladnizensis* Wulf. — редко, у скал, на приморских косах: 1, 2. *D. hirta* L. — нечасто, в поймах ручьев, на береговых склонах: 1, 2. *D. juvenilis* Kom. — редко, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2. *D. lactea* Adams — редко, в полосах стока, на скалах, на приморских косах: 1. *D. macrocarpa* Adams — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 1. *D. nivalis* Liljebl. — нередко, на щебнистых склонах, вершинах и на галечных косах: 1, 2. *D. pauciflora* R. Br. — нечасто, в полосах стока, на валиках полигонов: 1, 2. *D. pilosa* DC. — редко, в щебнистых и пятнистых тундрах на склонах и вершинах: 1. *D. pseudopilosa* Pohle — нечасто, в полосах стока, у снежников и водотоков: 1, 2. *D. stenopetala* Trautv. — редко, на щебнистых вершинах: 2. *D. subcapitata* Simm. — очень редко, на щебнистых склонах и вершинах: 2. *Cochlearia arctica* Schlecht. — нечасто, у скал, на приморских косах: 1, 2. *C. groenlandica* L. — обычно, на галечных косах, у скал, на валиках полигонов, у дорог, на скалах: 1, 2.

*Crassulaceae. Rhodiola rosea* L. — редко, на щебнистых склонах, у скал, на приморских косах: 2.

*Parnassiaceae. Parnassia kotzebuei* Cham. — очень редко, в поймах ручьев: 1, 2.

*Saxifragaceae. Saxifraga arctolitoralis* Jurtz. et Petrovsky — нечасто, по берегам лагун: 1. *S. caespitosa* L. — очень редко, у скал, на щебнистых вершинах и склонах: 2. *S. cernua* L. — обычно и широко; на скалах и в сырых травяных тундрах приморской равнины, у снежников, на косах: 1, 2. *S. eschscholtzii* Sternb. — нечасто, на скалах и щебнистых склонах: 1, 2. *S. foliolosa* R. Br. — нередко, в сырых тундрах приморской равнины: 1, 2. *S. funstonii* (Small) Fedde — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах, на приморских косах: 1, 2. *S. hirculus* L. — нередко, в сырых тундрах приморской равнины, у водотоков, в полосах стока: 1, 2. *S. hieracifolia* L. subsp. *hieracifolia* — редко, в поймах ручьев, на валиках полигонов: 1, 2. *S. hieracifolia* subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky — редко, в полосах стока,

у подножий склонов, на косах: 1, 2. *S. hyperborea* R. Br. — редко, у снежников и водотоков: 1, 2. *S. nivalis* L. — нечасто, на щебнистых склонах, у скал, на приморских косах: 1, 2. *S. nelsoniana* D. Don. — редко, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2. *S. oppositifolia* L. subsp. *smalliana* Hult. — очень редко, на щебнистых склонах, на скалах: 1, 2. *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — редко, у снежников и водотоков: 1, 2. *S. setigera* Pursh — очень редко, на щебнистых южных склонах: 2. *S. serpyllifolia* Pursh — нечасто, на скалах, у подножий склонов: 1. *S. tenuis* Wahlenb. — редко, у снежников, в расщелинах скал: 1, 2. *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund) Th. Fries — редко, у снежников и водотоков: 1, 2.[1] *C. wrightii* Franch. et Savat. — нечасто, в пятнистых тундрах, на приморских косах: 1, 2.

*Rosaceae*. *Spiraea beauverdiana* Schneid. — очень редко, у подножий южных склонов: 1. *Rubus arcticus* L. — редко, на береговых склонах южной экспозиции: 1. *R. chamaemorus* L. — редко, на валиках полигонов, в бугорковых травяно-кустарничковых тундрах: 1, 2. *Potentilla crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — редко, на щебнистых южных склонах: 2. *P. elegans* Cham. et Schlecht. — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах, на скалах: 1, 2. *P. hyparctica* Malte subsp. *hyparctica* — нечасто, в поймах ручьев, на приморских косах: 1, 2. *P. hyparctica* subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — редко, у снежников и водотоков: 2. *P. pulviniformis* A. Khokhr. — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *P. rubella* Sörens. — очень редко, в местах залеживания снега, на речных террасах: 2. *P. stipularis* L. — редко, в поймах ручьев и рек, на береговых склонах: 2. *P. subvahliana* Jurtz. — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *P. uniflora* Ledeb. — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах: 2. *Comarum palustre* L. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle — нечасто, на склонах и вершинах сопок и гряд: 1, 2. *Dryas chamissonis* Spreng. — редко, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *D. incisa* Juz. — нечасто, на щебнистых южных склонах: 1, 2. *D. integrifolia* Vahl — нечасто, на выходах карбонатных пород: 1, 2. *D. punctata* Juz. — обычно, в пятнистых и щебнистых тундрах, на приморских косах, нередко доминирует (проективное покрытие до 50 %): 1, 2.

*Fabaceae*. *Astragalus alpinus* L. s. str. — нередко, в поймах ручьев, в пятнистых тундрах, на приморских косах: 1, 2. *A. frigidus* (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. — редко, в поймах ручьев и речек: 2. *A. umbellatus* Bunge — редко, в разнотравных тундрах на склонах: 2. *Oxytropis czukotica* Jurtz. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, на галечных косах: 1, 2. *O. maydelliana* Trautv. — редко, на щебнистых склонах: 1, 2. *O. middendorffii* Trautv. subsp. *submiddendorffii* Jurtz. — очень редко, на склонах среди разнотравья: 2. *O. mertensiana* Turcz. — редко, в полосах стока: 1, 2. *O. vassilczenkoi* Jurtz. s. str. — редко, на сухих речных террасах и южных склонах: 2. *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Tell. s. l. — редко, у подножий южных склонов, в поймах рек: 2.

*Empetraceae*. *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. — нередко, в бугорковых тундрах, на валиках полигонов: 1, 2.

*Onagraceae*. *Chamerion latifolium* (L.) Holub — нередко, на щебнистых склонах, в поймах ручьев, на приморских косах: 1, 2. *Epilobium davuricum* Fisch ex Hornem. s. l. — редко, в пятнистых тундрах, в полосах стока: 2.

*Hippuridaceae*. *Hippuris lanceolata* Retz. — редко, в воде озерков: 2. *H. tetraphylla* L. — редко, в воде солоноватых водоемов на побережье: 1. *H. vulgaris* L. — редко, в воде озерков: 1, 2.

*Apiaceae*. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. — очень редко, в поймах ручьев: 1.

*Pyrolaceae*. *Pyrola grandiflora* Radius — нечасто, у подножий склонов южных экспозиций, на речных террасах: 1, 2. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara — редко, в травяно-кустарничковых сообществах: 2.

*Ericaceae*. *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. — нередко, в бугорковых и кочкарных тундрах на склонах: 1, 2. *Rhododendron parvifolium* Adams — редко, на выходах карбонатных пород: 2. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — нередко, у снежников, у подножий склонов, в расщелинах скал: 1, 2. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — нередко, в щебнистых тундрах на склонах: 2. *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — нередко, в бугорковых и кочкарных тундрах, на теплых склонах: 1, 2. *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — обычно, во многих типах кустарничково-травяных сообществ на склонах, террасах и вершинах: 1, 2.

*Diapensiaceae*. *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2.

*Primulaceae*. *Primula eximia* Greene — нечасто, в полосах стока, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2. *Androsace chamaejasme* Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov — редко, в травяных

[1] В списке Kjellman (1883) этот вид обозначен как *Chrysosplenium alternifolium* L.

тундрах на южных склонах: 2. *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult. — нередко, на щебнистых склонах, вершинах, на галечных косах: 1, 2. *A. septentrionalis* L. — редко, на галечниках, на южных склонах, у нор грызунов: 2.

*Plumbaginaceae. Armeria maritima* (Miller) Willd. — редко, на южных склонах и сухих речных террасах: 2.

*Gentianaceae. Gentiana algida* Pall. — редко, в полосах стока, у водотоков: 1, 2. *G. glauca* Pall. — редко, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2.

*Boraginaceae. Eritrichium aretioides* (Cham.) DC. s. str. — нечасто, в пятнистых тундрах на склонах: 1, 2. *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах: 1, 2. *E. villosum* (Ledeb.) Bunge s. str. — редко, у снежников: 1, 2. *Myosotis asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg. — редко, на береговых склонах, у снежников: 1, 2. *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray — редко, на галечных косах: 1.

*Polemoniaceae. Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — редко, на береговых склонах, на валиках полигонов, у снежников: 1, 2. *P. boreale* Adams — редко, на береговых склонах, на галечных косах: 1, 2.

*Scrophulariaceae. Lagotis glauca* Gaertn. — редко, в пятнистых тундрах, на приморских косах: 1. *L. minor* (Willd.) Standl. — редко, в травяных тундрах у водотоков: 2. *Pedicularis albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhevn. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *P. amoena* Adams — очень редко, в щебнистых дриадовых тундрах на склонах: 1, 2. *P. capitata* Adams — редко, по береговым склонам, в поймах ручьев: 1, 2. *P. hirsuta* L. — очень редко, у снежников в поймах ручьев: 1. *P. lanata* Cham. et Schlecht. — нередко, в щебнистых тундрах на склонах: 1, 2. *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev. — нередко, в травяно-кустарничковых группировках на склонах и террасах: 1, 2. *P. lapponica* L. — нечасто, в бугорковых и кочкарных травяно-кустарничковых тундрах, на валиках полигонов: 1, 2. *P. oederi* Vahl — редко, в поймах ручьев, у подножий склонов, у снежников: 1, 2. *P. pennellii* Hult. — редко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *P. verticillata* L. — редко, в поймах ручьев, на приморских косах: 1, 2. *P. villosa* Ledeb. — редко, на южных склонах и сухих речных террасах: 2.

*Rubiaceae. Galium boreale* L. — редко, в поймах ручьев, на береговых склонах: 1. *G. physocarpum* Ledeb. — очень редко, на береговых склонах: 1.

*Valerianaceae. Valeriana capitata* Pall. — нередко, в сырых и влажных тундрах равнины, на склонах, у скал, на приморских косах: 1, 2.

*Asteraceae. Erigeron humilis* J. Grah. — редко, у снежников: 1, 2. *E. komarovii* Botsch. — очень редко, в поймах ручьев: 1, 2. *Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel. — редко, по морским берегам в приливной зоне: 1. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman — редко, в поймах ручьев, на склонах, на приморских косах: 1, 2. *Artemisia arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — нередко, у скал, у снежников, на приморских косах, у подножий склонов, на перегибах террас: 1, 2. *A. borealis* Pall. — нечасто, на галечниках ручьев и рек: 2. *A. furcata* Bieb. — редко, на щебнистых склонах и галечных косах: 1, 2. *A. globularia* Bess. — нередко, в полосах стока, на галечных косах, у снежников: 1, 2. *A. glomerata* Ledeb. — редко, на щебнистых склонах, вершинах, галечных косах: 1, 2. *A. kruhsiana* Bess. s. str. — очень редко, на щебнистых южных склонах: 1, 2. *A. tilesii* Ledeb. — нередко, в поймах ручьев, у снежников: 1, 2. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — обычно, в сырых депрессиях приморской равнины, в полосах стока, у водотоков: 1, 2. *N. glacialis* Ledeb. — нередко, в сырых пятнистых и щебнистых тундрах на склонах и террасах: 1, 2. *Senecio arctisibiricus* Jurtz. et Korobkov — очень редко, на приморских террасах: 1. *S. atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. — нередко, в сырых депрессиях приморской равнины: 1, 2. *S. congestus* (R. Br.) DC. — редко, у канав, свалок, в сырых депрессиях у поселков: 1, 2. *S. frigidus* (Richards.) Hook. — редко, в полосах стока на склонах, у подножий склонов: 1, 2. *S. tundricola* Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov — редко, у снежников, на береговых склонах: 1, 2. *S. resedifolius* Less. — редко, в полосах стока, в пятнистых тундрах: 1, 2. *Arnica frigida* C. A. Mey. — очень редко, на щебнистых склонах: 1, 2. *A. iljinii* (Maguire) Iljin — редко, на южных склонах, на сухих пойменных террасах: 2. *Saussurea tilesii* Ledeb. — нередко, на щебнистых склонах, вершинах, на галечных косах, на перегибах террас: 1, 2. *Taraxacum lateritium* Dahlst. — нередко, на галечных косах, в поймах ручьев: 1, 2. *T. macilentum* Dahlst. — нередко, на береговых склонах, на приморских косах: 1, 2. *T. macroceras* Dahlst. — редко, на приморских террасах, в поймах ручьев: 1, 2. *T. pseudoalascanum* Jurtz. — редко, у снежников: 1, 2. *T. sibiricum* Dahlst. — нечасто, у снежников, в поймах ручьев: 1, 2. *T. zhukovae* Tzvel. — нечасто, в поймах ручьев: 1, 2. *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. — редко, на щебнистых склонах: 1, 2. *C. nana* Richards. — очень редко, на щебнистых склонах, на аллювиях: 1, 2.

Таким образом, региональная флора одного из участков северной оконечности Чукотского нагорья насчитывает около 300 видов сосудистых растений. Видовой состав локальных флор окрестностей поселков Полярный и Мыс Шмидта вряд ли можно считать выявленным полностью. Экология видов, отмеченных лишь в одной ЛФ, позволяет предполагать, что абсолютное большинство их может быть встречено и во второй ЛФ, поскольку основные типы местообитаний регулярно повторяются на всей территории района. По существу выявленные различия в составе исследованных нами двух локальных флор могут быть объяснены разной степенью изученности территорий этих флор и разным уровнем встречаемости многих видов на этих территориях. Лишь в отношении единичных видов можно предположить их реальное отсутствие в одной из ЛФ, обосновав их конкретными причинами. Таким образом можно объяснить отсутствие в ЛФ «Полярный» *Lagotis glauca* s. str., поскольку в районе мыса Шмидта выявлено самое западное местонахождение этого вида. Однако, учитывая прерывистый ареал *L. glauca*, не исключено, что этот таксон может быть встречен и западнее мыса Шмидта. Присутствие всех остальных видов практически вероятно в каждой ЛФ. В силу этого представляется более рациональным проводить сравнение обсуждаемых локальных флор с другими, учитывая сравнительные характеристики флоры всего района, включающего окрестности обоих поселков и территорию в промежутке между ними, т. е. региональной флоры (РФ) района северных отрогов Экиатапского хребта с примыкающим к ним побережьем Чукотского моря (РФ СОЧН; см. рисунок).

Из ныне известных локальных флор наиболее близкими в типологическом отношении могут считаться ЛФ окрестностей бухты Роджерс на южном берегу о-ва Врангеля (Китсинг и др., 1974) и ЛФ окрестностей метеостанции «Перевальная» в среднем течении р. Амгуэмы на востоке Чукотского нагорья (Петровский, Плиева, 1990). Об этом свидетельствуют и аналитические данные, приведенные в табл. 1.

Правда, ЛФ «Перевальная» относится к более южному подзональному выделу, но сама территория ЛФ находится в пределах Чукотского нагорья, и сопоставление с этой ЛФ позволяет более отчетливо характеризовать сравниваемые здесь флоры. В частности, такое сопоставление выявляет постепенное возрастание арктических элементов и соответственно уменьшение доли бореальных в направлении с юга на север. Именно широтными пределами может быть объяснено отсутствие в РФ СОЧН и соответственно в каждой из двух рассматриваемых локальных флор таких отмеченных в ЛФ «Перевальная» видов, как *Trisetum molle, Poa botryoides, Helictotrichon dahuricum, Roegneria jacutensis, Corallorhiza trifida, Alnus fruticosa, Ranunculus lapponicus, R. reptans, Rosa acicularis, Pedicularis labradorica, Linnaea borealis, Aster sibiricus.* Впрочем, некоторые из названных выше таксонов, возможно, просто еще не выявлены на территории этой РФ. Точно также отсутствие в ЛФ «Бухта Роджерс» обычных для РФ СОЧН видов *Calamagrotis purpurea, Festuca altaica, Betula exilis, Polygonum tripterocarpum, Claytonia tuberosa, Spiraea beauverdiana, Rubus arcticus, R. chamaemorus, Comarum palustre, Empetrum subholarcticum, Pedicularis lapponica, Astragalus frigidus, Galium boreale* есть свидетельство того, что естественные северные границы ареалов этих таксонов проходят по территории СОЧН.

Некоторые отличия в составе сравниваемых флор, вероятно, связаны с непосредственным соседством морской акватории и значительным влиянием ее на климат района СОЧН — прежде всего в отношении уменьшения его континентальности. Именно вследствие низкой континентальности в РФ СОЧН отсутствуют такие виды, как *Agrostis kudoi, Festuca lenensis, Roegneria villosa, Carex obtusata, Arenaria capillaris, Silene repens, Ranunculus grayi, Papaver pulvinatum, Draba cinerea, Potentilla arenosa, Astragalus pseudadsurgens, Cnidium cnidiifolium, Senecio integrifolius*, встречающиеся во многих районах Чукотского нагорья и значительно севернее — на о-ве Врангеля.

С долготными границами ареалов связаны следующие различия в составе локальных флор. В РФ СОЧН мы не находим 4 видов, присущих ЛФ «Перевальной», поскольку северо-западные пределы ареалов *Smelowskia jurtzevii, Rhododendron cam-*

ТАБЛИЦА 1

Соотношение географических элементов в локальных флорах и в региональной флоре района СОЧН в целом. Для сравнения приводятся данные по ближайшим локальным флорам

| Географические группы | ЛФ «Мыс Шмидта» | ЛФ «Полярный» | РФ района СОЧН в целом | ЛФ «Бухта Роджерс»* | ЛФ «Перевальная»** |
|---|---|---|---|---|---|
| А. Долготные | | | | | |
| Циркумполярная | 84<br>35.8 | 93<br>35.8 | 105<br>35.6 | 91<br>39.1 | 106<br>38.0 |
| Восточно-сибирско-западно-американская | 27<br>11.5 | 30<br>11.5 | 34<br>11.5 | 25<br>10.7 | 39<br>14.0 |
| Чукотско-западно-американская | 25<br>10.6 | 27<br>10.4 | 29<br>9.8 | 21<br>9.0 | 27<br>9.7 |
| Евразийско-западно-американская | 15<br>6.4 | 16<br>6.2 | 18<br>6.1 | 15<br>6.4 | 24<br>8.6 |
| Сибирско-американская | 15<br>6.4 | 18<br>6.9 | 19<br>6.5 | 10<br>4.3 | 10<br>3.6 |
| Сибирско-западно-американская | 12<br>5.1 | 12<br>4.6 | 13<br>4.4 | 10<br>4.3 | 12<br>4.3 |
| Восточно-сибирская | 11<br>4.7 | 14<br>5.4 | 16<br>5.4 | 13<br>5.6 | 22<br>7.9 |
| Евразийская | 11<br>4.7 | 7<br>2.7 | 14<br>4.8 | 7<br>3.0 | 6<br>2.2 |
| Восточно-сибирско-американская | 9<br>3.8 | 10<br>3.8 | 11<br>3.7 | 5<br>2.2 | 11<br>3.9 |
| Чукотско-охотская | 8<br>3.4 | 13<br>5.0 | 14<br>4.8 | 14<br>6.0 | 11<br>3.9 |
| Чукотско-американская | 9<br>3.8 | 9<br>3.5 | 10<br>3.4 | 7<br>3.0 | 6<br>2.2 |
| Сибирская | 5<br>2.1 | 6<br>2.3 | 6<br>2.0 | 8<br>3.4 | 3<br>1.1 |
| Чукотско-американо-евразийская | 4<br>1.7 | 5<br>1.9 | 6<br>2.0 | 7<br>3.0 | 2<br>0.7 |
| Всего во флоре | 235<br>100.0 | 260<br>100.0 | 295<br>100.0 | 233<br>100.0 | 279<br>100.0 |
| Б. Широтные | | | | | |
| Арктическая | 41<br>17.4 | 39<br>15.0 | 51<br>17.3 | 71<br>30.5 | 29<br>10.4 |
| Метаарктическая | 53<br>22.5 | 52<br>20.0 | 60<br>20.3 | 47<br>20.2 | 58<br>20.8 |
| Арктоальпийская | 74<br>31.5 | 87<br>33.5 | 89<br>30.2 | 66<br>28.3 | 67<br>24.0 |
| Гипоарктическая | 23<br>9.8 | 26<br>10.0 | 29<br>9.8 | 15<br>6.4 | 34<br>12.2 |
| Гипоаркто-монтанная | 22<br>9.4 | 35<br>13.5 | 38<br>12.9 | 16<br>6.9 | 47<br>16.8 |
| Арктобореальная | 22<br>9.4 | 21<br>8.1 | 28<br>9.5 | 18<br>7.7 | 36<br>12.9 |
| Бореальная | — | — | — | — | 8<br>2.9 |
| Всего во флоре | 235<br>100.0 | 260<br>100.0 | 295<br>100.0 | 233<br>100.0 | 279<br>100.0 |

Примечание. Над чертой — число видов; под чертой — доля от общего числа видов каждой флоры, %. * — скорректированные данные из: Китсинг и др., 1974. ** — Данные цитируются по: Петровский, Плиева, 1990.

*tschaticum, Phyllodoce coerulea* проходят по долине р. Амгуэмы, а ареал *Senecio kjellmanii* на севере не достигает широты мыса Шмидта. Все эти 4 вида являются восточными элементами во флоре Чукотского нагорья.

Большая же часть различий в видовом составе РФ СОЧН и ЛФ «Бухта Роджерс» и ЛФ «Перевальная» может быть объяснена преимущественно историческими обстоятельствами. Так, отсутствие в РФ СОЧН *Deschampsia komarovii, Poa lanata, Bromus arcticus, Juncus albescens, J. biglumis, Claytonia arctica, Stellaria umbellata, Cerastium arvense, Anemone richardsonii, Ranunculus affinis, Arabis septentrionalis, Aster alpinus*, встречающихся на о-ве Врангеля и на севере Чукотского нагорья, объясняется, скорее всего, исчезновением местных популяций этих видов в связи с резким изменением экологической среды района во время последней трансгрессии моря. Подобные экологические изменения стали причиной резкого сокращения в районе СОЧН численности популяций таких обычных в Чукотском нагорье видов, как *Salix glauca, S. krylovii, Betula exilis, Aconitum productum, Saxifraga funstonii, Potentilla hyparctica, P. uniflora, Hedysarum hedysaroides, Pedicularis amoena, Artemisia kruhsiana, Arnica frigida*.

Отсутствие распространенных значительно севернее — на о-ве Врангеля — *Caltha caespitosa, Ranunculus spitsbergensis, Draba groenlandica, D. oblongata, Saxifraga platysepala, Castilleja elegans, Artemisia richardsoniana, Oxytropis wrangelii* может быть также связано с исчезновением популяций этих видов в сравнительно недавний период, но вполне возможно, что некоторые из этих таксонов вообще не проникали в этот район Чукотского нагорья. Такое предположение очень вероятно для *Saxifraga platysepala* и *Artemisia richardsoniana*, чьи ареалы располагаются значительно севернее широты мыса Шмидта. К этой категории могут быть отнесены некоторые эндемичные таксоны о-ва Врангеля: *Papaver multiradiatum, P. gorodkovii, P. chionophilum, P. uschakovii*.

При сопоставлении видового состава РФ СОЧН и ЛФ «Перевальная» выявляется обедненность первой флоры элементами, присущими большинству локальных флор Чукотского нагорья, в основном вследствие зонального положения территории СОЧН. Например, отсутствие в РФ СОЧН таких видов, как *Sparganium hyperboreum, Bromus arcticus, Veratrum oxysepalum, Salix alaxensis, S. hastata, Minuartia verna, Dianthus repens, Dracocephalum palmatum, Thymus oxyodontus, Pedicularis labradorica*, лишь еще раз подчеркивает то обстоятельство, что территория СОЧН находится за северным пределом ареалов перечисленных видов, свойственных подзоне типичных тундр на Чукотке.

Соотношение видов разных географических групп в РФ СОЧН, как и в составляющих ее локальных флорах, определенно указывает на их принадлежность к флорам арктического типа. Однако в сравнении с ЛФ «Бухта Роджерс» эти флоры гораздо богаче неарктическими элементами, прежде всего видами гипоарктической фракции. В сравнении же с ЛФ «Перевальная» они выглядят как флоры, сильно обедненные за счет отсутствия многих бореальных и гипоарктических видов. Совершенно очевидно, что такая ситуация полностью соответствует широтно-зональному положению территории СОЧН. Что касается сходства и различия в составе и соотношении долготно-географических групп в сравниваемых флорах, то сходство значительно преобладает над различиями.

Все сравниваемые флоры имеют в своем составе характерные географические группы (чукотско-охотскую, чукотско-западно-американскую, восточно-сибирско-западно-американскую), сочетание которых присуще локальным флорам Чукотской флористической провинции. И в этом отношении РФ СОЧН с полным основанием может быть отнесена к флорам чукотского типа, отличаясь от ЛФ «Перевальная» лишь несколько иным набором видов, составляющих эти характерные долготные группы. Точно также от ЛФ «Бухта Роджерс» РФ СОЧН отличается составом аналогичных географических групп, в частности, за счет наличия в ЛФ «Бухта Роджерс» целой серии эндемичных таксонов, присущих только флоре о-ва Врангеля.

Систематическая структура сравниваемых флор в целом близка к структуре флор тундровых районов Чукотки (Заславская, 1982; Заславская, Петровский, 1983; Пет-

ТАБЛИЦА 2

Соотношение видов в крупнейших семействах и родах в локальных флорах и региональной флоре СОЧН

| Семейства и роды | ЛФ «Мыс Шмидта» | ЛФ «Полярный» | РФ СОЧН | ЛФ «Бухта Роджерс» | ЛФ «Перевальная» |
|---|---|---|---|---|---|
| *Poaceae* | 32 | 30 | 36 | 39 | 28 |
| *Asteraceae* | 29 | 30 | 31 | 24 | 29 |
| *Brassicaceae* | 20 | 22 | 26 | 28 | 19 |
| *Cyperaceae* | 19 | 22 | 24 | 19 | 24 |
| *Caryophyllaceae* | 17 | 18 | 21 | 18 | 20 |
| *Saxifragaceae* | 17 | 18 | 19 | 15 | 13 |
| *Rosaceae* | 12 | 16 | 18 | 6 | 20 |
| *Salicaceae* | 15 | 13 | 16 | 9 | 14 |
| *Scrophulariaceae* | 11 | 10 | 13 | 8 | 11 |
| *Ranunculaceae* | 8 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Всего в 10 крупнейших семействах | 180 | 190 | 216 | 189 | 193 |
| Доля видов от всей ЛФ, % | 76.6 | 73.1 | 73.2 | 77.7 | 69.2 |
| *Saxifraga* | 15 | 16 | 17 | 14 | 12 |
| *Carex* | 12 | 14 | 16 | 11 | 17 |
| *Salix* | 15 | 13 | 16 | 9 | 14 |
| *Draba* | 13 | 11 | 15 | 19 | 7 |
| *Pedicularis* | 10 | 9 | 11 | 5 | 9 |
| *Potentilla* | 4 | 9 | 9 | 3 | 10 |
| *Ranunculus* | 5 | 7 | 8 | 9 | 8 |
| *Eriophorum* | 7 | 7 | 7 | 7 | 5 |
| *Poa* | 6 | 7 | 7 | 8 | 5 |
| *Artemisia* | 6 | 7 | 7 | 6 | 6 |
| Всего в 5 крупнейших родах | 65 | 63 | 75 | 65 | 62 |

ровский, Плиева, 1990), отличаясь от последних лишь незначительными деталями, которые обусловлены в основном физико-географическими факторами (табл. 2).

По составу дифференциальных элементов флоры (Юрцев и др., 1978) РФ СОЧН, несомненно, относится к флорам Чукотской провинции, а наличие в составе РФ СОЧН таких дифференциальных видов, как *Aconitum productum, Artemisia kruhsiana, Salix krylovii, S. tschuktschorum, Erigeron komarovii, Pachypleurum alpinum*, позволяет отнести эту РФ к флорам Континентально-Чукотской подпровинции. Однако от большинства локальных и региональных флор этой подпровинции РФ СОЧН заметно отличается отсутствием многих характерных для этой подпровинции видов. Большинство этих видов тяготеет к континентальным районам северо-восточной Азии. Довольно широкая полоса суши, примыкающая к побережьям Восточно-Сибирского и Чукотского морей, куда входит территория РФ СОЧН, находится под влиянием охлаждающего и увлажняющего воздействия соседней акватории. Именно этим обстоятельством можно объяснить ограниченное присутствие в РФ СОЧН ярко выраженных дифференциальных видов Континентально-Чукотской подпровинции, охватывающей почти все Чукотское нагорье.

Имеется и еще одно очевидное отличие РФ СОЧН от локальных флор районов, не примыкающих непосредственно к морским акваториям. Оно заключается в присутствии в РФ СОЧН серии видов, тяготеющих к литоральным и приморским местообитаниям: *Calamagrostis kolymensis, C. deschampsioides, Puccinellia tenella, P. phryganodes, P. angustata, Leymus villosissimus, Carex glareosa, C. subspathacea, C. ursina, Salix glacialis, Stellaria humifusa, Honckenya peploides, Ranunculus tricrena-*

ТАБЛИЦА 3

Степень флористического сходства (по Жаккару) РФ СОЧН и локальных флор ближайших территорий, %

| Локальные флоры | «Мыс Шмидта» | «Полярный» | РФ СОЧН | «Перевальная» | «Бухта Роджерс» |
|---|---|---|---|---|---|
| «Мыс Шмидта» | 100.0 | 68.0 | 61.0 | 55.0 | 46.9 |
| «Полярный» | | 100.0 | 56.5 | 40.4 | 46.7 |
| РФ СОЧН | | | 100.0 | 48.5 | 47.6 |
| «Перевальная» | | | | 100.0 | 32.0 |
| «Бухта Роджерс» | | | | | 100.0 |

*tus, Draba arctogena, Cochlearia arctica, Hippuris tetraphylla, Mertensia maritima, Lagotis glauca, Pedicularis pennelii, Senecio arctisibiricus, Arctanthemum arcticum* subsp. *polare*.

Следует иметь в виду, что перечисленные выше виды в той или иной мере присущи локальным флорам территорий, примыкающих к побережьям морей Полярного бассейна, а на отрезке побережья от устья р. Колымы до устья р. Амгуэмы они составляют довольно характерную группу. В силу этого в системе флористического районирования эти территории в границах каждого округа могут быть объединены в отдельный картографический выдел, соответствующий рангу флористического района.

Вследствие физико-географических особенностей территории Чукотской флористической провинции большая часть ее округов составляет меридиональный ряд, где Центральночукотский округ охватывает пространства Чукотского нагорья и примыкающую к нему с севера полосу приморской низменности от бассейна р. Пегтымель на западе до бассейна р. Амгуэмы на востоке.

Соответственно, территория РФ СОЧН в предварительном порядке может быть включена в пределы Северного района Центральночукотского округа Континентально-Чукотской подпровинции, поскольку эта РФ содержит почти все таксоны, определяющие специфику флоры названного округа. В числе наиболее характерных следует выделить *Papaver paucistaminum, Potentilla pulviniformis, P. rubella, Oxytropis middendorffii* subsp. *sub-middendorffii*. Типологически же РФ СОЧН являет собой сильно обедненный вариант региональных флор континентальной Чукотки, своеобразие которому придает присутствие ряда приморских арктических видов, характерных также для других приморских районов Арктики.

Данные, помещенные в табл. 3, демонстрируют степень сходства РФ СОЧН с другими флорами Чукотской провинции.

Рассмотренные в составе РФ СОЧН локальные флоры «Мыс Шмидта» и «Полярный» могут считаться вполне типичными для Северного района Центральночукотского флористического округа, и, таким образом, они дают представление о составе флористического комплекса, населяющего северную часть Чукотского нагорья. В то же время сопоставление упомянутых локальных флор с другими локальными флорами Чукотского нагорья позволяет предполагать, что в северной части Чукотского нагорья в сравнительно недавнем прошлом происходило сильное обеднение флоры. Это предположение вполне согласуется с данными других научных направлений, рассматривающих влияние последней морской трансгрессии на изменение растительного мира побережий Северного Ледовитого океана (Северный..., 1970).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Городков Б. Н.* Четвертичное прошлое растительности Арктической Берингии // Тр. Ин-та географии АН СССР. М.; Л., 1946. Вып. 37. С. 328—330.

*Заславская (Королева) Т. М.* Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195.

*Заславская Т. М., Петровский В. В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174.

*Китсинг Л. И., Королева Т. М., Петровский В. В.* Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс (остров Врангеля) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 1002—1013.

*Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521.

*Северный* Ледовитый океан и его побережье в кайнозое / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1970. 564 с.

*Юрцев* Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

*Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г.* и др. Флористические находки в Чукотской тундре. 1, 2 // Новости сист. высш. раст. Л., 1973. Т. 10. С. 283—324; 1975. Т. 12. С. 301—335.

*Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

*Kjellman F. R.* Die Phanerogamenflora der sibirischen Nordkuste // Nordenskjold A. E. Die Wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. Leipzig, 1883. B. 1. S. 94—139.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VII 1997

SUMMARY

The botanical-geographical analysis of the regional flora of the northern edge Chukchi Mountains was taken out. Within the area mentioned, the two local floras were also chosen to be compared with several local floras from the neigbouring areas. As a result of the analysis, the regional flora was proved to belong to the Central Chukotsky district of the Chukotka floristic province. Within the district, it should be distinguished as a separate Northern region. Being compared to the other regional floras, it is peculiar for the less percentage of the hypoarctic, boreal, and continental species, together with the higher proportion of the arctic ones.

---

УДК 582.29(470.21)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

**© Г. А. Евдокимова, Н. П. Мозгова**

# АЗОТФИКСИРУЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ ХИБИНСКИХ ГОР И ОСОБЕННОСТИ МИКРОБОЦЕНОЗОВ ПОД ЛИШАЙНИКАМИ

G. A. EVDOKIMOVA, N. P. MOZGOVA. NITROGEN-FIXING ACTIVITY OF THE GROUND LICHENS IN THE KHIBINY MOUNTAINS AND THE PECULIARITY OF MICROBOCOENOSES UNDER LICHENS

Исследованы потенциальная азотфиксирующая активность некоторых напочвенных лишайников Хибинских гор, их участие и значимость в процессах круговорота азота. Наиболее активными в биологическом азотоусвоении оказались *Peltigera aphthosa* (2.5 г $N_2$/м$^2$ · год) и *P. canina* (1.1 г $N_2$/м$^2$ · год). Выявлены особенности микробоценозов под покровом напочвенных лишайников. Вторичные метаболиты лихенофлоры угнетают развитие некоторых представителей грамположительной бактериальной флоры и стимулируют развитие грибной флоры в экстремальных условиях горных тундр.

Флористический состав напочвенных лишайников Хибинских гор хорошо изучен (Домбровская, 1970), однако их экологическая роль в горных экосистемах Хибин не исследована. Особый интерес представляет роль этих организмов в процессах круговорота азота. Лишайники являются существенным компонентом растительного покрова горной тундры Хибин. Специфичная, двойная природа лишайников позволяет им занимать экологические ниши, непригодные для других организмов. Своеоб-

разная морфология и особенности обмена веществ лишайников формируются в результате симбиоза высших грибов, в основном сумчатых (*Ascomycetes*), и водорослей, в основном зеленых (*Chlorophyta*), реже — синезеленых (*Cyanophyta*). Именно синезеленые водоросли (цианобактерии) фиксируют азот атмосферы и снабжают азотистыми соединениями весь таллом лишайника, составленный грибом и зеленой водорослью, неспособной к усвоению азота атмосферы. Известно, что биологическое азотонакопление осуществляют в основном синезеленые водоросли, имеющие специализированные клетки, неспособные к росту и делению (гетероцисты), в которых нитрогеназа — ключевой фермент азотофиксации — обеспечена защитой от кислорода. Гетероцисты образуются из вегетативных клеток в условиях азотного голодания (Стейниер и др., 1979).

Пожалуй, нигде более, как в лишайнике, не проявляется природой так ярко явление эмерджентности, при котором целое приобретает новые свойства, не присущие его составным частям. Новые, своеобразные свойства лишайников, позволяющие выделить их в самостоятельную группу, не присущи ни одному из двух слагающих их совершенно различных живых организмов.

Взаимодействие напочвенных лишайников с отдельными компонентами экосистем тундровых биоценозов, в частности микробным компонентом, изучено недостаточно полно. Обобщая имеющиеся литературные материалы по этому вопросу, О. М. Паринкина (1989) пришла к выводу, что в целом лишайниковый покров стимулирует развитие микроорганизмов благодаря повышенному содержанию питательных элементов и более стабильному гидротермическому режиму под талломом лишайника. Однако в бедных по разнообразию микробных сообществах может отчетливо проявляться антибиотическое действие лишайника. Ввиду медленного роста лишайников, длительной продолжительности их жизни и ничтожному отторжению биомассы в течение года под талломом лишайника формируется относительно стабильная экологическая обстановка, обеспечивающая формирование и поддержание зрелого микробного ценоза.

Целью настоящей работы является характеристика азотфиксирующей активности напочвенных лишайников и их воздействия на микробные сообщества почвы.

## Материал и методика

Лишайники для исследования их азотфиксирующей активности были собраны в лесотундровом и тундровом поясах Хибинских гор в сентябре 1996 г. Микробиологическая характеристика почвы под слоевищем лишайников выполнена в образцах, собранных в горной тундре хребта Мустатунтури п-ова Средний и на п-ове Рыбачий (сообщество *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *Cladina mitis* Sandst., *Cladina* sp. sp.); в тундре Дальнезеленецкой катены (сообщество *Cladonia alpestris, Cladina rangiferina* (L.) Harm., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach.); в подзоне северной тайги в Норвегии (сообщество *Stereocaulon tomentosum* Fr., *Cladina rangiferina, C. stellaris* (Opiz) Brodo). Анализировали слой почвы, непосредственно прилегающий к слоевищу лишайника (0—1 см). Пробу из голого пятна (медальон) брали из слоя 0—2 см. Все анализы выполнены в 3 повторностях. Численность и биомасса микроорганизмов рассчитаны на 1 г абсолютно сухой почвы.

Азотфиксирующую активность определяли ацетиленовым методом (Hardy et al., 1968) на газовом хроматографе марки Shimadzu GC. Из слоевища лишайника сверлом диаметром 2 см вырезали два кружка общей площадью примерно 6 см$^2$ и помещали их в стеклянные флаконы емкостью 60 мл со специальными плотно закрывающимися пробками. Добавляли для водорослей по 2—3 мл питательной среды следующего состава, г на 1 л дистиллированной воды: $K_2HPO_4$ — 1.0, $MgSO_4 \times 7H_2O$ — 0.2, $FeSO_4 \times 7H_2O$ — 0.01, NaCl — 0.5, $CaCl_2$ — 0.02, $MnCl_2 \times 7H_2O$ — 0.002, $Na_2MoO_4 \times 7H_2O$ — 0.002, pH 7. После откачивания 6 мл воздуха из склянок и добавления такого же объема ацетилена склянки инкубировали под люминесцентной лампой при комнатной температуре. Пробы для хроматографического анализа в

объеме 1 мл газовой фракции отбирали в динамике через 0.5 (исходное значение), 1.5, 5, 7 и 24 ч. Расчеты по размерам фиксации азота выполнены по калибровочному графику, построенному по чистому этилену. При расчете исходили из того, что 3 мкмоля этилена эквивалентны 1 мкмолю фиксированного азота.

Численность, биомассу, видовое разнообразие микрофлоры изучали в свежих почвенных образцах методом посевов на плотные селективные питательные среды и прямыми микроскопическими методами с использованием поликарбонатных мембранных фильтров Nuclepore фирмы «Costar» и флюоресцентного микроскопа фирмы «Zeiss». Красители: акридин оранжевый (Sigma) для окрашивания бактерий и FITC (Sigma) — для грибов.

## Результаты и их обсуждение

### *Азотфиксирующая активность лишайников Хибинских гор*

Фиксация азота — важнейший экологический процесс, поскольку азот часто является лимитирующим фактором во многих биотопах. Анализ биологического азотонакопления в тундровых экосистемах показал, что во влажных условиях основными участниками этого процесса являются несимбиотические синезеленые водоросли, часто ассоциирующиеся со мхами, а в более сухих местообитаниях — лишайники, лучше, чем водоросли, сохраняющие влагу в своих тканях (Паринкина, 1989). Показано, что нитрогеназная активность лишайников существенно зависит от содержания воды в их талломе. Максимальная азотфиксация у лишайников отмечена при содержании воды в слоевище, равном 500 % от сухой массы (Kallio, 1973).

Максимальная нитрогеназная активность проявляется у большинства лишайников при +15 °С и резко снижается при 0 °С. Более высокие температуры приводят к иссушению таллома и снижению активности фермента. Отмечено, что в течение вегетационного периода температура на поверхности почв в тундре близка к оптимальной для фиксации азота лишайниками.

Нами определена потенциальная активность фиксации азота из атмосферы для 8 видов напочвенных лишайников Хибин: *Peltigera scabrosa* Th. Fr., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *P. aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd., *Solorina crocea* (L.) Ach., *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *S. tomentosum* Fr. (табл. 1). Для анализа взяты виды листоватых и кустистых лишайников, способность к азотфиксации которых была отмечена в литературе. Так, показано, что *Nephroma arcticum, Stereocaulon paschale, Peltigera aphthosa* и *Solorina crocea* представляют единственную значимую ассоциацию азотфиксирующих организмов в тундрах Финляндии и Норвегии, фиксируя от 136 до 350 мг азота/м$^2$ · год (Kallio, Kallio, 1975). В сухих биотопах мыса Барроу (Аляска) и о-ва Девон (Канада) азотфиксацию осуществляют лишайники *Peltigera aphthosa, P. scabrosa, P. canina, Stereocaulon tomentosum* — от 50 до 190 мг $N_2$/м$^2$ · год (Alexander, 1974). Исследования эти были выполнены в основном в рамках Международной биологической программы.

Из всех исследованных нами лишайников высокую азотфиксирующую активность проявили только 2 вида: *Peltigera canina* и *P. aphthosa*, особенно последний вид, имеющий многочисленные бородавчатые цефалодии на верхней поверхности своих лопастей. Редукция ацетилена повышалась со временем и достигала максимума через 7 ч (см. рисунок). Через сутки активность фиксации азота снизилась в 1.5 раза. Потенциальная азотфиксирующая активность составляет у *Peltigera aphthosa* — 24.2 мг, а у *P. canina* — 10.8 мг азота в сутки в расчете на 1 м$^2$ площади лишайникового покрова.

Низкая фиксация азота была выявлена у *Solorina crocea* и *Stereocaulon paschale* — 0.2 мг $N_2$/м$^2$ · сут. У остальных видов исследованных лишайников достоверная редукция ацетилена не была выявлена.

За год (вегетационный период 103—105 дней с $t > +5$ °С) активные виды лишайников фиксируют 1112—2513 мг азота на площади 1 м$^2$, малоактивные — 21—23 мг.

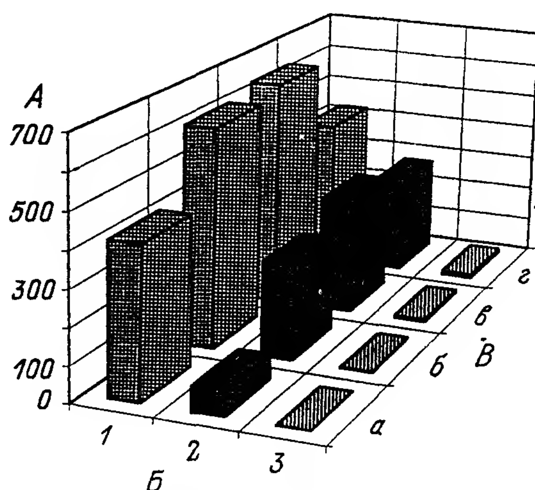
ТАБЛИЦА 1

Потенциальная азотфиксирующая активность лишайников Хибинских гор

| Лишайник | Экспозиция, ч | | | | Среднее значение |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1.5 | 5 | 7 | 24 | |
| *Peltigera aphthosa* | 417.6 / 19.4 | 613.4 / 28.5 | 641.0 / 29.8 | 420.7 / 19.2 | 523.2 / 24.2 |
| *P. canina* | 68.4 / 3.2 | 263.3 / 12.2 | 324.2 / 15.1 | 269.3 / 12.5 | 231.3 / 10.8 |
| *P. scabrosa* | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 |
| *P. polydactyla* | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 | 0 / 0 |
| *Solorina crocea* | 0 / 0 | 1.9 / 0.09 | 6.5 / 0.31 | 10.3 / 0.49 | 6.2 / 0.2 |
| *Stereocaulon tomentosum* | 0 / 0 | 0 / 0 | 0.5 / 0.03 | 0.5 / 0.02 | 0.5 / 0.01 |
| *S. paschale* | 0 / 0 | 0 / 0 | 1.9 / 0.09 | 6.7 / 0.31 | 4.3 / 0.1 |
| *Nephroma arcticum* | 0 / 0 | 0 / 0 | 2.8 / 0.08 | 4.3 / 0.12 | 3.5 / 0.05 |

Примечание. Над чертой — нмоль $N_2$/6 см$^2$ · сут; под чертой — мг $N_2$/м$^2$ · сут.

Если в расчет брать все лишайники, исследованные нами на способность к фиксации атмосферного азота, то получится средняя цифра, сопоставимая с литературными данными, — 460 мг $N_2$/м$^2$ · год. Приведенные материалы свидетельствуют, что вклад лишайников в азотный статус почв в условиях Крайнего Севера значителен и может в соответствующих биотопах превосходить вклад симбиотических азотфиксирующих бактерий (Егоров, 1995).




Динамика потенциальной азотфиксирующей активности лишайников.

По осям: *А* — активность азотфиксации, нмоль/6 см$^2$ сут; *Б* — лишайники (*1* — *Peltigera aphtosa*, *2* — *P. canina*, *3* — *Solorina crocea*); *В* — экспозиция, ч (*а* — 1.5, *б* — 5, *в* — 7, *г* — 24).

В тундровых экосистемах биологическое азотонакопление активно осуществляется также несимбиотическими синезелеными водорослями (Alexander, 1974). Кроме того, азотфиксирующую активность проявляют симбиотические и свободноживущие бактерии многих таксономических групп. Поэтому следующая часть работы посвящена исследованию влияния напочвенных лишайников на формирование микробоценозов под их покровом.

### *Особенности микробоценозов под покровом лишайников*

Сравнительный анализ показал, что под слоевищем лишайника формируется более обильная и разнообразная микрофлора, чем в почве без растительности. Отмечено стимулирующее воздействие лишайников на развитие микрофлоры, особенно неспороносных аммонифицирующих бактерий и грибов (по сравнению с голым пятном) (табл. 2). Однако действие это не однозначно. Так, на вершине Дальнезеленецкой катены почва взята под пятном лишайников *Cetraria islandica, C. nivalis, Cladonia alpestris* и *Cladina rangiferina*. Известно, что они, особенно *Cetraria islandica*, синтезируют антибиотические вещества, угнетающие некоторые группы микроорганизмов. Наиболее отчетливо это проявляется относительно спорообразующих бактерий (Паринкина, 1989).

В почве непосредственно под талломом лишайников во всех исследованных экосистемах независимо от подзоны и питательного статуса количество бацилл снижалось как относительно голого пятна, так и по сравнению с почвой под кустарничками (*Empetrum nigrum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L.). Под слоевищем лишайников найдены Bacillus megaterium, B. licheniformis. По отношению к другим представителям грамположительной флоры — коринеформным бактериям (КФБ) — угнетающего действия вторичных метаболитов лишайников не выявлено.

В почве голого пятна, обедненного органическим веществом, доминируют бактерии, использующие минеральный азот. Их количество здесь значительно выше, чем аммонифицирующих бактерий. В почве под лишайниками коэффициент минерализации равен 4.5—5.0, что свидетельствует о слабой доступности органических форм азота для микрофлоры. В почве других экосистем коэффициент минерализации близок к единице.

Под лишайниками отмечено более активное развитие микроскопических грибов (по сравнению с голым пятном) благодаря более стабильному режиму увлажнения под слоевищем и поступлению дополнительной органики. Длина грибного мицелия в почве под лишайниками в 30—50 раз превосходила длину мицелия в почве медальона. Под слоевищем лишайников грибная флора была более разнообразной и доминировали здесь иные виды, чем в почве медальона: *Penicillium friquentans, Mortierella ramanniana*. В почве медальона доминантными были *Penicillium implicatum* и *Sterilia mycelium*.

При сравнении с микрофлорой почв под другими растительными группировками, например под кустарничками в подзоне северной тайги, стимуляции развития микрофлоры под лишайниками не отмечено. Наблюдалось также угнетение развития споровых бактерий, отмечено ингибирование грибной флоры, что согласуется с известными литературными данными. Так, Т. Ю. Толпышева (1979) наблюдала снижение численности грибов в почве под лишайниками в 1.5—2.5 раза по сравнению с почвой под кустарничками в сосняках Кандалакшского заповедника на островах Белого моря. Стабильного угнетающего действия бактериальной неспороносной флоры метаболитами лишайников не выявлено.

В почве под лишайниками *Cladonia alpestris, Cladina mitis, Cladina* sp. sp. (п-ов Рыбачий) выявлены зеленые водоросли: *Clorella vulgaris, Chlorococcum* sp., *Cilindrocystis crassa, Desmococcus vulgaris, Stichococcus bacillaris* и нитчатая синезеленая водоросль *Anabaena* sp.

Таким образом, лихенофлора оказывает существенное влияние на состав и структуру микробных сообществ под своим покровом. Вторичные метаболиты ли-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения численности (тыс./г) и биомассы (мг/г) бактерий и грибов под различными растительными ассоциациями по методу посева и прямого счета

| Участок наблюдений, экосистема | Посев | | | | | | Прямой счет | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Бактерии | | | Бациллы | Грибы | КФБ | Бактерии | | Грибы | |
| | аммонифицирующие | использующие минеральный азот | олиготрофные | | | | $\times 10^9$ кл./г | мг/г | м/г | мг/г |
| **ТУНДРА** | | | | | | | | | | |
| **Дальнезеленецкая катена** | | | | | | | | | | |
| Голое пятно | 457 | 1680 | 490 | 0.2 | 9.0 | 10.4 | 1.77±0.4 | 0.1 | 1.2 | 0.01 |
| Под лишайниками | 701 | 488 | 395 | 0.1 | 200.0 | 0.4 | 4.94±1.1 | 0.3 | 63.3 | 0.47 |
| **П-ов Рыбачий** | | | | | | | | | | |
| Голое пятно | 110 | 4530 | 222 | 0.7 | 1.9 | 0.0 | 9.40±0.1 | 0.6 | 4.1 | 0.03 |
| Под лишайниками | 242 | 1040 | 608 | 0.2 | 14.9 | 5.8 | 11.60±0.5 | 0.7 | 113.4 | 0.84 |
| **П-ов Средний** | | | | | | | | | | |
| Под *Empetrum nigrum* | 270 | 474 | 708 | 0.3 | 20.7 | 0.0 | 14.60±0.9 | 0.9 | 172.0 | 1.27 |
| Под лишайниками | 64 | 315 | 456 | 0.06 | 25.2 | 0.0 | 8.40±1.1 | 0.5 | 157.6 | 1.17 |
| **ЛЕСОТУНДРА** | | | | | | | | | | |
| **Лицкая катена** | | | | | | | | | | |
| Под *Empetrum nigrum* | 4476 | 4967 | 6040 | 6.0 | 4.5 | 0.6 | 5.70±1.1 | 0.7 | 28.9 | 0.21 |
| Под лишайниками | 246 | 347 | 1838 | 0.0 | 1.7 | 0.7 | 3.00±0.4 | 0.3 | 15.7 | 0.12 |
| **ТАЙГА** | | | | | | | | | | |
| **Северная Норвегия** | | | | | | | | | | |
| Сосняк | | | | | | | | | | |
| под воронично-брусничным пятном | 1500 | 2260 | 2740 | 24.0 | 321.0 | 2.6 | 13.50±0.9 | 0.9 | 278.0 | 2.06 |
| под лишайниками | 440 | 4000 | 120 | 4.0 | 77.0 | 10.9 | 13.10±1.4 | 0.8 | 226.0 | 1.67 |
| Березняк | | | | | | | | | | |
| под воронично-брусничным пятном | 573 | 2200 | 1300 | 4.0 | 112.0 | 4.1 | 7.70±0.7 | 0.5 | 461.0 | 3.41 |
| под лишайниками | 1287 | 2800 | 2860 | 0.0 | 96.0 | 0.6 | 7.90±0.8 | 0.7 | 226.0 | 1.66 |

шайников угнетают развитие некоторых представителей грамположительной бактериальной флоры, в частности спорообразующих бактерий. Отмечено стимулирующее действие лишайников на развитие грибной флоры в экстремальных условиях горных тундр. Относительно неспороносной бактериальной флоры какого-либо стабильно выраженного воздействия со стороны лишайников не выявлено. Все отмеченные воздействия наиболее ярко проявились в экстремальных условиях горных лесотундр и тундр и сглажены или вовсе не выявлены в таежных биоценозах. Значимость напочвенных лишайников в обогащении северных экосистем биологическим азотом весьма существенна. Наиболее активными в процессах фиксации атмосферного азота из исследованных лишайников Хибинских гор оказались *Peltigera aphthosa* и *P. canina* (24.2 и 10.8 мг $N_2$/м$^2$ · сут соответственно).

Авторы благодарны проф. Rolf A. Olsen (Agricultural University, As, Norway) за предоставленную аналитическую базу, а также Т. А. Дудоревой и И. М. Антоновой (Полярно-альпийский ботанический сад, Кировск) за идентификацию видов лишайников.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП «Комплексные исследования океанов и морей Арктики и Антарктики».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Домбровская А. В.* Лишайники Хибин. Л., 1970. 183 с.

*Егоров В. И.* Биологический азот в экосистемах Кольского Севера. Апатиты, 1995. 188 с.

*Паринкина О. М.* Микрофлора тундровых почв. Л., 1989. 159 с.

*Толпышева Т. Ю.* Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1341—1344.

*Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрем Дж.* Мир микробов. Т. 3. М., 1979. 486 с.

*Alexander V.* A synthesis of the IBP tundra biome circumpolar study of nitrogen fixation // Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974. P. 109—121.

*Hardy R. W. F., Holsten R. D., Jackson E. K., Burns R. C.* The acetylene-ethylene assay for $N_2$-fixation: laboratory and field evaluation // Plant. Physiol. 1968. Vol. 43. N 8. P. 1185—1207.

*Kallio S.* The ecology of nitrogen fixation in *Stereocaulon paschale* // Rep. from Kevo Subarctic research station. 1973. N 10. P. 34—42.

*Kallio S., Kallio P.* Nitrogen fixation in lichens at Kevo, north Finland // Fennoscandia tundra ecosystems. Pt. 1. Plants and microorganisms. Berlin etc., 1975. P. 292—304.

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
Апатиты

Получено 25 II 1997

## SUMMARY

The potential nitrogen-fixing activity of some epigeous lichens of Khibiny Mountains, their participation and significance for the process of nitrogen cycle were investigated. *Peltigera aphthosa* (2.5 g $N_2$/m$^2$ per year) and *P. canina* (1.1 g $N_2$/m$^2$ per year) are the most active in the processes of biological nigrogen assimilation. The features of microbocoenoses under the lichen mats were revealed. The secondary lichen products depress the development of some representatives of grampositive bacterial flora and stimulate the development of fungi flora in the extreme conditions of mountainous tundra.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.951.6

© **Л. И. Иванина, Т. Н. Попова**

## СИСТЕМА ПОДРОДА *VERTICILLATAE* РОДА *PEDICULARIS* (*SCROPHULARIACEAE*) ФЛОРЫ РОССИИ И ПРИЛЕЖАЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

L. I. IVANINA, T. N. POPOVA. INFRAGENERIC TAXONOMY OF THE SUBGENUS *VERTICILLATAE* OF THE GENUS *PEDICULARIS* (*SCROPHULARIACEAE*) IN RUSSIA AND NEIGHBOURING TERRITORIES

Представлена система подрода *Verticillatae* (41 вид) рода *Pedicularis* флоры России и прилежащих территорий в границах, охваченных изданием «Флора СССР» (Введенский, 1955). Дано новое деление на секции, унифицированы описания рядов и в необходимых случаях даны их латинские диагнозы.

Классификация видов рода *Pedicularis* L., насчитывающего в настоящее время около 600 видов, оказалась чрезвычайно сложной задачей для целого ряда ботаников XIX—XX вв. (см. обзоры систем рода: Li, 1948, 1949; Tsoong, 1955). Интерес к этому роду был велик со стороны как систематиков, так и ботанико-географов и историков флоры (Толмачев, 1958). Представители его играют значительную роль в растительных сообществах арктических и высокогорных районов преимущественно северного полушария, особенно обильны они в горных районах Китая, значительное разнообразие морфологических типов свойственно также Алтае-Тянь-Шаньскому району.

Уже при первоначальном накоплении сведений о видах *Pedicularis* Европы, Азии и Северной Америки исследователи обращали внимание прежде всего на характер листорасположения (очередные, супротивные или мутовчатые листья), особенности строения шлема (латерально сжатой верхней губы) двугубого венчика (шлем беззубый, двузубчатый, клювовидный, с длинным изогнутым носиком), а также степень изогнутости трубки венчика и ее длину; в особую группу выделялись виды с длинной узкой трубкой. Эти особенности, несомненно, связанные с приспособлением к насекомым-опылителям (Li, 1951), брались за основу при построении систем рода от C. Steven (1823) до P. Tsoong (1955, 1963), но общепринятой системы до настоящего времени не разработано. Tsoong (1963) распределяет виды флоры Китая, где сосредоточено наибольшее число видов рода, в 111 рядах (series), группируя их в более крупные категории — grex и subgrex, не имеющие определенного ранга, предусмотренного Кодексом ботанической номенклатуры. Он считал этот род по происхождению дифилетичным (Tsoong, 1955), развивающимся конвергентно от разных исходных типов, различающихся строением венчика и соцветия.

Исследователи пытались родственные группы видов и эволюционные направления в пределах рода отразить в различных таксономических категориях, не всегда являвшихся законными с точки зрения Кодекса ботанической номенклатуры, например из-за нарушения соотносительного порядка рангов: «tribus» (Steven, 1823; Maximowicz, 1888), «grex» (Li, 1948, 1949; Tsoong, 1955), просто «группы» и т. п. G. Bentham (1835) впервые разделил род *Pedicularis* на 5 секций, частично использовав категории Steven (1823). Во второй попытке создания системы рода Bentham (1846) впервые использовал категорию «ряд» (series) для этого рода, но обозначил

этим термином наиболее крупные его подразделения, не применяя ранга секции; реальные ряды он обозначил значком «§».

К. Максимовичу (Maximowicz, 1877, 1881, 1888) принадлежит заслуга в познании и описании большого числа азиатских видов рода, в том числе юга Сибири, Китая и Японии; он также впервые описал значительное число рядов (series) для близкородственных видов *Pedicularis*. Эти ряды нередко были довольно крупными, скорее соответствовали подсекциям и в дальнейшем подвергались пересмотру (Prain, 1890; Limpricht, 1924; Li, 1948, 1949; Tsoong, 1955), но они давали возможность устанавливать соотношения видов между собой и внутри более крупных подразделений рода и остаются необходимыми в систематике рода при отсутствии общепринятой его системы.

При обработке рода для «Флоры СССР» (105 видов) А. И. Введенским (1955) даны описания рядов на русском языке и автором всех рядов был указан «Vved.», но они не имели латинских диагнозов, часть из них была ранее описана К. Максимовичем и другими авторами. Уточнить авторство надвидовых таксонов, унифицировать описания рядов, указать их типы призвана настоящая работа. Пересмотр системы рода в полном объеме не входил в нашу задачу, хотя изучением видов сопредельных территорий авторы отчасти занимались (Иванина, 1970; Ivanina, Popova, 1998). Региональные обработки рода (Попова, 1966, 1967, 1987; Иванина, 1980, 1981, 1991) требовали также привлечения новых данных по морфологии и биологии, географическому распространению, палино-, карио- и карпологии. Для рода *Pedicularis* в границах «Флоры СССР» мы считаем необходимым принять 3 подрода: *Sceptrum* Bunge, *Pedicularis, Verticillatae* (Benth.) Ivanina.

В настоящей работе мы рассматриваем систему подрода *Verticillatae* как наиболее цельного, четко очерченного, представленного значительным числом видов в России и на сопредельных территориях (41 вид). При этом виды, относящиеся к принятым нами внутрисекционным таксонам (series), приводятся только с территории, описываемой «Флорой СССР», но указано общее число видов, входящих в ряд.

Однолетние растения с мутовчатыми листьями и обычно с разветвленными стеблями мы считаем необходимым обособить в самостоятельную секцию *Spicatae* Ivanina et T. N. Pop. Важность признака разветвленности стебля для систематики этого рода отмечал уже C. Willdenow (1800), разделивший род (известные ему 34 вида) на 2 группы: «Caule ramoso» (5 видов, включая *P. myriophylla* и *P. spicata*, относимые нами к новой секции) и «Caule simplicissimo» (остальные 29 видов).

## *Pedicularis* L. 1753, Sp. Pl. : 607

## Subgen. 1. *Verticillatae* (Benth.) Ivanina

1981, Фл. европ. части СССР, 5 : 299. — Sect. *Verticillatae* Benth. 1835, Scroph. Indicae : 52. — Sect. *Cyclophyllum* Bunge, 1849, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 268; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 703. — Gen. *Pediculariopsis* A. et D. Löve, 1975, Bot. Nat. (Lund) 128, 4 : 518.

Листья мутовчатые, иногда нижние супротивные. Трубка венчика равна или не более чем в 2 раза превышает по длине чашечку.

Тип: *P. verticillata* L.

### Sect. 1. *Verticillatae* Benth.

1835, Scroph. Indicae : 52. — Sect. *Cyclophyllum* Bunge, 1849, in Ledeb. Fl. Ross. 3 : 268, p. p.; Введ. 1955, Фл. СССР : 703.

Многолетники. Стебель простой, прямой, большей частью короткий, 2—15(30) см дл. Листья мутовчатые или супротивные, линейные или ланцетные, редко продолговато-ланцетные, перисторассеченные или перистораздельные. Соцветие головчатое или удлиненное. Чашечка колокольчатая с 5 линейными или треугольными зубцами, в 2—3(4) раза короче ее трубки. Шлем венчика без носика или с носиком.

Тип секции: *P. verticillata* L.

**Subsect. 1. Verticillatae (Benth.) Ivanina et T. N. Pop. comb. nov.** — Sect. *Verticillatae* Benth. 1835, Scroph. Indicae : 52, p. p. — Ser. *Verticillatae* § *Erostres* Benth. 1846 in DC. Prodr. 10 : 560.

Шлем венчика почти прямой или слабо согнутый, без носика или с зачаточным носиком.

Тип подсекции: *P. verticillata* L.

Ser. 1. *Amoenae* Prain, 1890, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 3 : 94; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 705, cum auct. Vved.

Корень укороченный, пучковатый, со шнуровидными или веретеновидными мочками. Стебель 5—20(30) см выс. Листья в 1—4 мутовках, ланцетные, перистораздельные. Венчик розово-фиолетовый, 15—20 мм дл.; трубка венчика согнутая в зеве чашечки или ниже ее середины почти под прямым углом. Шлем почти прямой или слабо серповидно изогнутый; губа короче шлема. Коробочка яйцевидная или косо продолговато-ланцетная.

Тип ряда: *P. amoena* Adams ex Stev.

7 видов, распространенных в Европе и Азии: *P. amoena* Adams ex Stev., *P. anthemifolia* Fisch. ex Colla, *P. eriophora* Turcz., *P. korolkovii* Regel, *P. macrochila* Vved., *P. masalskyi* Semiotr., *P. violascens* Schrenk.

Ser. 2. *Verticillatae* (Benth.) Benth. 1846 in DC. Prodr. 10 : 560; Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb. ser. 3, 24 : 61, nom. superfl.; idem, 1888, op. cit., 32 : 524, 590; Введ. 1955, Фл. СССР 22 : 714, cum auct. Vved. — Sect. *Verticillatae* Benth. 1835, Scroph. Indicae : 52.

Корень вертикальный, обычно малоутолщенный, разветвленный. Стебель 5—15(30) см выс. Листья в 1—2(3) мутовках, прикорневые ланцетные перисторассеченные. Чашечка колокольчатая, перепончатая, спереди разрезная с треугольными зубцами. Венчик пурпуровый, 14—20 мм дл. Трубка венчика значительно ниже своей середины согнута почти под прямым углом. Шлем серповидно изогнутый, без носика. Губа немного превышает шлем. Коробочка почти симметричная, ланцетная или линейно-ланцетная, острая.

Тип ряда: *P. verticillata* L.

6 видов, распространенных в Европе, Азии и Северной Америке. В исследуемом районе: *P. verticillata* L.

Ser. 3. *Semenowianae* Vved. ex Ivanina et T. N. Pop. 1998 (1997), Novon 7, 4 : 375; Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 725, descr. ross. — Ser. *Caucasicae* Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 24 : 65, p. p.

Корень укороченный с веретеновидно утолщенными мочками или ответвлениями. Стебли часто слабые (хотя и толстые), 2—5(10) см дл. Прикорневые листья часто отсутствуют, стеблевые в мутовках по 2—4. Соцветие негустое головчатое или колосовидное. Чашечка колокольчатая, при плодах несколько вздувающаяся. Венчик розовый, 11—30(40) мм дл., с серповидно согнутой в зеве чашечки трубкой, шлем без носика и без зубцов или с коротким носиком и 2 зубчиками (*P. karatavica* Pavl.); нижняя губа почти равна шлему. Коробочка косояйцевидная, или косо широкояйцевидная.

Тип ряда: *P. semenowii* Regel.

9 видов, распространенных в Зап. и Ср. Азии. В исследуемом районе: *P. popovii* Vved., *P. semenowii* Regel, *P. waldheimii* Bonati, *P. karatavica* Pavl.

Примечание. Из этого ряда нами исключен *P. maximoviczii* Krassn. (Введенский, 1955), представляющий, по нашему мнению, монотипный ряд секции *Capitatae* (Prain) Ivanina (Ivanina, Popova, 1998).

Ser. 4. *Pycnanthae* Prain, 1890, Ann. Bot. Gard. (Calcutta), 3 : 98; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 719, cum auct. Vved.

Корень вертикальный, мощный, разветвленный. Стебель 1—15(30) см выс. Листья прикорневые отсутствуют, нижние — супротивные, верхние — мутовчатые, с широ-

кокрылатым или зубчатым стержнем. Цветки в густом, несколько удлиненном соцветии. Чашечка колокольчатая, при плодах несколько вздувающаяся. Венчик розовый, бело-пурпуровый или желтый, 12—20(30) мм дл.; трубка венчика обычно серповидно изогнутая выше ее середины; шлем несколько назад отклоненный, без носика или с зачаточным носиком, без зубцов или с неясным зубцом; губа почти равна или немного короче шлема. Коробочка широкояйцевидная или продолговатая.

Тип ряда: *P. pycnantha* Boiss.

7 видов, распространенных в Ср. и Зап. Азии. В исследуемом районе: *P. alaica* A. Li, *P. amoeniflora* Vved., *P. kuljabensis* Ivanina, *P. olgae* Regel, *P. pulchra* Pauls., *P. pycnantha* Boiss.

Ser. 5. *Caucasicae* Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 24 : 65; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 711, p. p. (excl. *P. subrostrata* C. A. Mey.), cum auct. Vved.

Корень вертикальный, разветвленный, сравнительно тонкий или утолщенный. Стебель 5—15 см выс. Листья в 1—2 мутовках. Венчик розовый или желтовато-беловатый, 16—22 мм дл.; трубка венчика согнута под прямым углом у ее середины над чашечкой. Шлем прямой, назад отклоненный или плавно серповидно согнутый, без зубцов или на верхушке с едва заметным зубцом, с крупной губой, равной шлему или длиннее его. Коробочка косо продолговато-эллипсоидальная или косояйцевидная, сжатая.

Тип ряда: *P. caucasica* Bieb.

4 вида, распространенных на Кавказе и в Зап. Азии: *P. caucasica* Bieb., *P. pontica* Boiss., *P. cadmea* Boiss. и *P. armena* Boiss. et Huet.

**Ser. 6. Veraeanae Ivanina et T. N. Pop. ser. nov.**

Radix robusta, lignescens, saepe pluriceps; caules 1—3 cm alt. saepe subnulli, folia radicalia nulla, caulina opposita vel verticillata, pinnatisecta vel pinnatipartita, segmentis ad rachidem dentatam decurrentibus, lanceolatis, vel triangulari-oblongis. Inflorescentia capitata, vel basi interrupta, pedicelli ad 20 mm lg. Corolla flava, 22—24 mm lg., tubo subrecto, galea recta, antice tota longitudine truncata edentata erostrata, labio galea paulo breviore. Capsula (*P. verae* Vved.) ca. 10 mm lg. ellipsoidea.

Typus seriei: *P. verae* Vved.

Корень стержневой мощный, обычно многоглавый. Стебель обычно не развит или 1—3 см выс. Листья прикорневые отсутствуют, стеблевые — супротивные или мутовчатые, с зубчатым стержнем, с треугольно-линейными зубцами. Соцветие головчатое, при основании прерванное, цветоножки до 20 мм дл. Венчик желтый. 22—24 мм дл., с почти прямой трубкой, с прямым, спереди по всей длине срезанным шлемом без зубцов и клюва; губа немного короче, чем шлем. Коробочка (*P. verae* Vved.) около 10 мм дл., эллипсоидальная.

Тип ряда: *P. verae* Vved.

2 вида, распространенных в Ср. Азии (Памиро-Алай): *P. grigorjevii* Ivanina. *P. verae* Vved.

**Ser. 7. Sarawschanicae Ivanina et T. N. Pop. ser. nov.** — Ser. *Zerawschanicae* Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 723, descr. ross.

Radix verticalis, incrassata, apice ramosa; caulis simplex 1—2(10) cm alt.: folia radicalia nulla, caulina pinnatisecta, rachide inaequaliter dentata, lobis cartilagineo acuminatis. Inflorescentia capitata, interne interrupta, bracteae infimae foliaceae; pedicelli ad 8 mm lg., flores superiores sessiles. Calyx tubuloso-campanulatus, dentibus triangulari-linearibus, acutissimis, tubo sesqui brevioribus. Corolla roseolo-lutescens, vel labio purpurascens, 24—35 mm lg., tubo subrecto, galea apice incurva, rostro brevi bidentato; labio galea subsesqui breviore. Capsula 10—13 mm lg., elliptica.

Typus seriei: *P. sarawschanica* Regel.

Корень стержневой, утолщенный, на конце разветвленный. Стебель простой, 1—2(10) см выс.; листья прикорневые отсутствуют, стеблевые — мутовчатые, ниж-

ние — супротивные, перисторассеченные, с зубчатой осью, доли хрящевидно-заостренные. Соцветие головчатое, внизу прерванное, нижние прицветники листовидные, цветоножки до 8 мм дл., верхние цветки сидячие. Чашечка трубчато-колокольчатая, с острыми, треугольно-линейными зубцами, в 1.5 раза короче трубки. Венчик розовато-желтоватый, или губа пурпуровая, 24—35 мм дл., с почти прямой трубкой. Шлем на верхушке крючковато согнутый, коротко двузубчатый; губа в 1.5 раза короче шлема. Коробочка 10—13 мм дл., эллиптическая.

Тип ряда: *P. sarawschanica* Regel.

2 вида, распространенных в Ср. Азии (Памиро-Алай): *P. inconspicua* Vved., *P. sarawschanica* Regel.

**Ser. 8. Czuilienses Ivanina et T. N. Pop. ser. nov.**

Radix abbreviata, fibrillis longis incrassatis. Caules 1—5, simplices, 7—15 cm lg.; folia radicalia nulla, caulina verticillata, oblongo-lanceolata, pinnatisecta lobis cartilagineo-dentatis. Flores sessiles vel subsessiles inflorescentiam capitatam vel oblongam formantes, bracteae foliaceae. Calyx tubuloso-campanulatus, membranaceus. Corolla flava, 20—22 mm lg, tubo supra calycem incurvato, galea dorso subconvexa, antice truncata, edentula, labio inferiore galeae aequali vel ea longiore. Capsula ignota.

Typus seriei: *P. czuiliensis* Semiotr.

Корень укороченный, с длинными утолщенными мочками. Стебли в числе 1—5, простые, 7—15 см выс., прикорневые листья отсутствуют, стеблевые — мутовчатые, продолговато-ланцетные, перисторассеченные с хрящевато-зубчатыми лопастями. Цветки собраны мутовками в пазухах верхних листьев и на верхушке стебля. Чашечка трубчато-колокольчатая, перепончатая. Венчик желтый, 20—22 см дл., с трубкой, изогнутой выше чашечки, со шлемом на спинке слегка выпуклым, спереди прямо срезанным, без зубцов. Нижняя губа равна шлему или длиннее его. Коробочка неизвестна.

Тип ряда: *P. czuiliensis* Semiotr.

1 вид, распространенный в Ср. Азии (Чу-Илийские горы): *P. czuiliensis* Semiotr.

**Subsect. 2. Crassirostres Ivanina et T. N. Pop. subsect. nov.**

Perennes. Galea falcato-curvata rostro breviore instructa.

Typus subsect.: *P. crassirostris* Bunge.

Многолетники. Шлем венчика серповидно-согнутый, с коротким или вытянутым носиком короче самого шлема.

Тип подсекции: *P. crassirostris* Bunge.

Ser. 9. *Cheilanthifoliae* Maxim. 1888, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 32 : 524, 581; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 713, cum auct. Vved.

Корень пучковато-разветвленный. Стебель тонкий, 5—15(30) см выс. Листья нижние большей частью отсутствуют, стеблевые — с крылатой осью. Цветки обычно в немногоцветковом, более или менее головчатом соцветии. Чашечка трубчато-колокольчатая, перепончатая. Венчик пурпуровый, иногда белый, 20—25 мм дл., в трубке чашечки согнутый. Шлем серповидно согнутый, с коротким носиком, с губой значительно короче шлема. Коробочка косо продолговато-ланцетная.

Тип ряда: *P. cheilanthifolia* Schrenk.

3 вида, распространенных в горах Ср., Центр. и Зап. Азии. В исследуемом районе: *P. cheilanthifolia* Schrenk.

Ser. 10. *Platyrhynchae* Maxim. 1888, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 32 : 586; Ivanina et T. N. Pop. 1998 (1997), Novon, 7, 4 : 374. — Ser. *Interruptae* Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 715, descr. ross.

Корень вертикальный, мощный, разветвленный. Стебель крепкий, 10—25 см выс. Стеблевые листья в 3—6 мутовках, перисторассеченные с хрящевато-зубчатыми сегментами. Соцветие колосовидное, при основании прерванное. Чашечка колоколь-

чатая, с треугольными зубцами. Венчик 20—28 мм дл., желтый; трубка венчика длиннее чашечки, согнутая у своей середины; верхняя губа серповидно изогнутая, с коротким носиком и с двумя небольшими зубцами; нижняя губа короче верхней. Коробочка продолговато-ланцетная или яйцевидная, почти симметричная.

Тип ряда: *P. interrupta* Steph. ex Willd. (*P. platyrhyncha* Schrenk.). Указание типом этого ряда *P. chorgossica* Regel et Winkler (Ivanina, Popova, 1998) ошибочно.

4 вида, распространенных в Ср. и Центр. Азии. В исследуемом районе: *P. gypsicola* Vved., *P. interrupta* Steph. ex Willd.

Ser. 11. *Crassirostres* Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 704, descr. ross.

Radix multiceps, incrassatula ramosa. Caulis simplex (3)5—15 cm lg.; folia caulina verticillata (1—3) vel infima opposita, lanceolata vel lineari-lanceolata, in segmenta remota ad axin haud decurrentia pinnatisecta. Calyx anguste campanulatus. Corolla purpurea vel rosea, 15—20 mm lg. tubo ad calycis rictum vel supra eum sub angulo subrecto curvato, galeae subrecta rostro longiore quam lato instructa, labio inferiore galeae subaequilongo. Capsula oblique lanceolata vel oblique ovoidea.

Typus seriei: *P. crassirostris* Bunge.

Корень вертикальный, многоглавый, сравнительно тонкий, разветвленный. Стебель (3)5—15 см выс. Листья в 1—3(4) мутовках (нижние иногда супротивные), ланцетные или линейно-ланцетные, перисторассеченные; сегменты листьев расставленные, не сбегающие на ось. Чашечка узкоколокольчатая. Цветки на коротких ножках в немногоцветковом, головчатом или продолговатом соцветии. Венчик пурпуровый или розовый, 15—20 мм дл. Трубка венчика по выходе из зева чашечки или выше его согнута почти под прямым углом, шлем с вытянутым, усеченным, вниз направленным носиком, превышающим поперечник шлема. Губа равна по длине шлему. Коробочка косоланцетная или косояйцевидная.

Тип ряда: *P. crassirostris* Bunge.

2 вида, распространенных на Кавказе и в других регионах Юго-Зап. Азии: *P. crassirostris* Bunge, *P. subrostrata* C. A. Mey.

Ser. 12. *Chamissonianae* Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 704, descr. ross.

Radix verticalis, ramosa. Caulis solitarius vel 2—3, simplex robustus 20—40 cm lg., folia radicalia lanceolato-oblonga, in segmenta ad axin decurrentia pinnatisecta; caulina verticillata, verticillis 3—5. Inflorescentia capitata vel oblonga. Calyx campanulatus membranaceus. Corolla rosea, 10—20 mm lg., tubo supra calycis rictum sub angulo subrecto curvato, galea prorsus declinata rostro longiore quam lato instructa, labio galeae subaequilongo. Capsula oblique oblongo-ellipsoidea vel fere hemisphaerica.

Typus seriei: *P. chamissonis* Stev.

Корень вертикальный, разветвленный. Стебель в числе 1—3, довольно мощный, 20—40 см выс. Листья ланцетно-продолговатые, перисторассеченные; сегменты листьев низбегающие на ось (отчего она узкокрылатая). Стеблевые листья в 3—5 мутовках. Цветки в головчатом или продолговатом соцветии. Чашечка колокольчатая, перепончатая. Венчик розовый, 10—20 мм дл., с трубкой, согнутой в зеве чашечки почти под прямым углом, со шлемом вперед наклоненным, оттянутым в более или менее длинный носик, с губой, почти равной шлему. Коробочка косо продолговато-эллипсоидальная, почти полушаровидная.

Тип ряда: *P. chamissonis* Stev.

2 вида, распространенных в Вост. Азии: *P. chamissonis* Stev., *P. japonica* Miq.

Subsect. (A) 3. *Tenuirostres* (Maxim.) Prain, 1890, Ann. Roy. Bot. Gard. Calc. 3 : 71. — Ser. *Tenuirostres* Maxim. 1888, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 32 : 544.

Трубка венчика внутри чашечки прямая. Шлем полукруглый с носиком, превышающим шлем, прямым или загнутым.

Ser. 13. *Tenuirostres* Maxim. 1888, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 32 : 544; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 703, cum auct. Vved.

Корень вертикальный, мощный. Стебель 20—30 см выс. Листья в 3—4 мутовках (нижние супротивные), линейно-ланцетные, перисторассеченные на продолговато-ланцетные, расставленные, хрящевато-зубчатые сегменты. Венчик желтый, 10—20 мм дл., с согнутой трубкой, с полукруглым шлемом, с длинным носиком и с широкими зубцами. Губа равна или превышает по длине шлем.

Тип ряда: *P. tenuirostris* Benth.

8 видов, распространенных в Гималаях, Ср. и Центр. Азии. В исследуемом районе: *P. tianschanica* Rupr.

Примечание. D. Prain (1890) включил в подсекцию («А») *Tenuirostres* 2 вновь описанных им ряда ser. *Pectinatae*, к которому он отнес *P. tenuirostris*, из-за чего этот ряд должен рассматриваться как синоним ser. *Tenuirostres* Maxim., а также ser. *Semitortae*, в который попал *P. tianschanica*. Однако *P. semitorta* — однолетник, в то время как *P. tianschanica* — многолетник, поэтому до полного изучения видов этого родства мы относим *P. tianschanica* к приоритетному ряду *Tenuirostres*.

## Sect. 2. Spicatae Ivanina et T. N. Pop. sect. nov.

Plantae annuae. Caulis saepe ramosus, 10—70 cm alt. Folia caulina verticillata vel opposita. Calyx late campanulatus vel tubulosus. Galea erostrata vel brevirostrata, labio galeae subaequilongo vel duplo longiore.

Typus sect.: *P. spicata* Pall.

Однолетники. Стебли обычно ветвистые, высокие, редко низкие. Чашечка ширококолокольчатая или трубчатая. Губа почти равна шлему или в 2 раза его длиннее. Шлем венчика без носика или с коротким носиком.

Тип секции: *P. spicata* Pall.

Ser. 14. *Spicatae* Vved. 1955, Фл. СССР, 22 : 731, descr. ross.

Caulis simplex, erectus vel ramosus, 15—70 cm alt. Folia radicalia rosularia diminuta, caulina verticillata (verticillis in caule 3—5), lineari-lanceolata pinnatipartita. Calyx late campanulatus, subinflatus, membranaceus, dentibus brevibus. Corrolla laete purpurea, galea erostrata, edentata; labio galea subduplo longiore. Capsula oblique oblongo-lanceolata.

Typus seriei: *P. spicata* Pall.

Стебель простой, прямой или ветвистый, 15—70 см выс. Листья прикорневые — мелкие розеточные, стеблевые — в 3—5 мутовках, линейно-ланцетные, выемчато-перистораздельные. Чашечка ширококолокольчатая, слегка вздутая, перепончатая, с короткими зубцами. Венчик ярко-пурпуровый, согнутый в чашечке, с назад отклоненным шлемом, без носика и зубцов. Губа почти в два раза длиннее шлема. Коробочка косо продолговато-ланцетная.

Тип ряда: *P. spicata* Pall.

1 вид, распространенный в Сев.-Вост., Вост. и Центр. Азии: *P. spicata* Pall.

Ser. 15. *Myriophyllae* Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 24 : 58; idem, 1888, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 3, 32 : 557; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 728, cum auct. Vved.

Стебель в основании ветвистый, реже простой, почти четырехгранный, (5)10—40 см дл. Листья в 3—9 мутовках, ланцетные, перисторассеченные. Чашечка ширококолокольчатая, с зубцами в 2—3 раза более короткими, чем трубка. Венчик светло-желтый с розоватыми жилками или розовый, 17—20 мм дл., трубка в зеве чашечки под тупым углом согнутая. Шлем на верхушке более или менее согнутый и постепенно переходящий в короткий носик. Губа почти равна шлему. Коробочка косо продолговато-ланцетная.

Тип ряда: *P. myriophylla* Pall.

9 видов, распространенных в Сев.-Вост., Вост. и Центр. Азии. В исследуемом районе: *P. moschata* Maxim., *P. myriophylla* Pall.

Ser. 16. *Abrotanifoliae* Limpricht, 1924, Feddes Repert. Sp. Nov. 20 : 209, p. p. — Ser. *Myriophyllae* auct. non Maxim.; Введ. 1955, Фл. СССР, 22 : 728, p. p., cum auct. Vved., descr. ross.

Стебель в основании или от середины ветвистый, реже простой, (5)10—40 см выс. Листья в 2—4 мутовках, продолговато-ланцетные, перисторассеченные. Чашечка трубчатая, перепончатая, с треугольными зубцами, в 2—3 раза более короткими, чем трубка. Венчик светло-желтый, у основания зева под тупым углом согнутый, с прямой длинной трубкой, шлем без зубцов и носика или с коротким носиком. Коробочка косопродолговатая или овальная.

Тип ряда: *P. abrotanifolia* Bieb. ex Stev.

5 видов, распространенных в Сев.-Вост., Вост. и Центр. Азии. В исследуемом районе: *P. abrotanifolia* Bieb. ex Stev., *P. ludwigii* Regel.

Работа поддержана грантом Государственной научно-технической программы «Биоразнообразие».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Введенский А. И.* Род Мытник — *Pedicularis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 687—795.

*Иванина Л. И. Pedicularis* L. // Растения Центральной Азии. Л., 1970. Вып. 5. С. 148—188.

*Иванина Л. И.* Род *Pedicularis* L. — Мытник // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Т. 8. С. 293—331.

*Иванина Л. И.* Род Мытник — *Pedicularis* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 288—300.

*Иванина Л. И.* Мытник — *Pedicularis* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 334—359.

*Попова Т. Н.* О паразитизме кавказских мытников // Науч. докл. высш. шк. (Москва). Биол. науки. 1966. № 2. С. 113—118.

*Попова Т. Н.* О высокогорных мытниках Кавказа // Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Проблемы ботаники. Фрунзе, 1967. Т. 9. С. 189—197.

*Попова Т. Н.* Род *Pedicularis* L., Мытник // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 338—348.

*Толмачев А. И.* О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 316—360.

*Bentham G. Pedicularis* Linn. // A synopsis of the East Indian *Scrophularineae*. London, 1835. P. 51—54.

*Bentham G. Pedicularis* // A. P. Decandolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetalis. Parisiis, 1846. T. 10. P. 560—582.

*Ivanina L. I., Popova T. N.* New series in *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) // Novon. 1998 (1997). Vol. 7. N 4. P. 373—375.

*Li H.-L.* A revision of the genus *Pedicularis* in China, parts I et II // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1948. T. 100. P. 205—378; 1949. T. 101. P. 1—214.

*Li H.-L.* Evolution in the flowers of *Pedicularis* // Evolution. 1951. Vol. 5. N 2. P. 158—164.

*Limpricht W.* Studien uber die Gattung *Pedicularis* // Feddes Repert. 1924. Bd 20. S. 161—265.

*Maximowicz C. J. Pedicularis* L. Synopsis generis nova // Bull. Acad. Sci. St.-Petersb. 1877. T. 24. P. 26—88; 1881. T. 27. P. 425—560; 1888. T. 32. P. 515—619.

*Prain D.* The species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its frontiers // Ann. Bot. Gard. Calc. 1890. N 3. P. 1—196.

*Steven Ch.* Monographia *Pedicularis* // Mem. Soc. Nat. Moscou. 1823. N 6. P. 1—60.

*Tsoong P.-C.* A new system for the genus *Pedicularis* // Acta Phytotax. Sin. 1955. Vol. 6. P. 71—147.

*Tsoong P.-C. Pedicularis* L. // Flora of Reipublicae Popularis Sinicae. Peking, 1963. Vol. 68. P. 1—378.

*Willdenow C. L. Pedicularis* // Species Plantarum... Berolini, 1800. T. 3 (1). P. 202—209.

Ботаннческий инстнтут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 V 1998

SUMMARY

The system of *Pedicularis* L. subgenus *Verticillatae* (Benth.) Ivanina (41 species) for Russia and neighbouring territories in boundaries, covered by «Flora of USSR» (Vvedensky, 1955), is presented. New sectional division is proposed; descriptions of series are standartized and if necessary their latin diagnoses are given.

---

УДК 582.931(479) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© Н. Н. Имханицкая

# СЕМЕЙСТВО *OLEACEAE* ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА. 2. РОДЫ *LIGUSTRUM* И *OSMANTHUS*

N. N. IMKHANITSKAYA. THE FAMILY *OLEACEAE* IN THE CAUCASUS FLORA. 2. THE GENERA *LIGUSTRUM* AND *OSMANTHUS*

Приведены дикорастущие кавказские виды родов *Ligustrum* и *Osmanthus* с указанием синонимов, типов и географического распространения. *Phillyrea medwedewii* лектотипифицирован.

В настоящей работе представлена заключительная часть конспекта дикорастущих видов сем. *Oleaceae* Hoffmanns. et Link флоры Кавказа (Имханицкая, 1998), охватывающая роды *Ligustrum* L. и *Osmanthus* Lour., расположенные по системе, принятой А. Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 1997 : 450). Указания на распространение и типы даны по материалам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE), Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии (Тбилиси, TBI) и Государственного музея Грузии им. С. Н. Данашиа (Тбилиси, TGM), а также литературным источникам. Распространение видов дается по районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

## Tribus 3. *Oleeae*

### 3. Ligustrum L.

1753, Sp. Pl. : 7; id. 1754, Gen. Pl. ed 5 : 8.

Sect. 1. *Ligustrum*

1. *L. vulgare* L. 1753, Sp. Pl. : 7.

Описан из Европы («in Europae...»). Тип: Herb. Cliff. (BM); Herb. Linn. 18/1 (LINN), photo — LE! (Yaltirik, 1978 : 155).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр. (южн.); ВП: В. Ставр. (южн.), Тер.-Сул. (южн.); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Культивируется как декоративное растение по всему Кавказу.

Указан для ВП: Тер.-Кум. (южн.) (Связева, Кубли, 1986 : 125, карта 71 В, но не приводится Н. И. Кузнецовым, 1903 : 262; С. Г. Тамамшян, 1967 : 201, карта 210; K. Browicz, 1984 : 22, map 28); ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1932 : 223; Мулкиджанян, 1980 : 12, но не приводится Тамамшян, 1967 : 201, карта 210); ЮЗ: Ерев. (Мулкиджанян, 1980 : 12, но не приводится Тамамшян, 1967 : 201, карта 210; А. Л. Тахтаджяном и Ан. А. Федоровым, 1972; Browicz, 1984).

Атл., Сев. (до 59° 30′ с. ш., юго-вост. Норвегия, юго-зап. Швеция), Центр., Южн. и Вост. (Украина, Молдавия, Крым, Юго-Зап. Россия, Ростовская обл.) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция — сев., локально центр. и южн. Анатолия; сев.-зап. Иран — Азербайджан, Гилян); сев.-зап. Африка (Марокко) (Browicz, 1984 : 22, map 28).

Примечание. Единственный дикорастущий представитель рода *Ligustrum* (около 50 видов) во флоре Европы, Кавказа и Юго-Зап. Азии.

### 4. *Osmanthus* Lour.

1790, Fl. Cochinch. 1 : 28.

Sect. 1. *Osmanthus*

1. *O. decorus* (Boiss. et Bal.) Kasapl. 1970, Phytologia, 20, 7 : 446—448, pl.; Имх. 1993, Список раст. Герб. фл. России и сопред. госуд. 28, 148 : 91, № 7380. — *Phillyrea decora* Boiss. et Bal. 1867, in Vilmorin-Andrieux, Suppl. Cat. Fleurs Pl. Terre, sine indic. pag. (sec. Kasapl., l. c. : 446); Suppl. aux. Cat., sine indic. pag. (sec. Lipsky, 1898 : 288, 289). — *P. vilmoriniana* Boiss. et Bal. 1875, in Boiss., Fl. Or. 4, 1 : 37; Boiss. in Bal., Pl. Or. 1866 exs., nom. nud.; Lipsky, 1898, Acta Horti Petropol. 14, 2 : 288. — *P. medwedewii* Sred. 1875, Лесн. журн. 5, 6 : 105, descr. ross., 107, descr. latin. («*Phillyraea Medvedewi*»), p. max. p., excl. syn. *Phillyraea* et *P. media*; он же, 1876, Тр. Петерб. о-ва естествоисп. 7 : CLXXIII («*Phillyraea Medwedewi*»). — *P. laurifolia* Hort. 1883, Gard. Chron., N. S., 20 : 494. — *P. vilmoriensis* Hort. 1883, l. c. : 494.

Описан из Лазистана («Lazistan»).

33: Рион.-Квир. (зап. — Гурия, бл. г. Озургети (= Озургеты, Махарадзе), Чолокская лесная дача), Адж. (зап. — ущелья рек Кинтриш, Чаквисцкали, Аджарисцкали, Начахеписцкали и Чорох, приморская полоса от Кобулети до Батуми). Культивируется как декоративное растение на Черноморском побережье (Сочи, Сухуми, Батуми) и в Тбилиси (sub *Phillyrea medwedewii*,, Замятнин, 1960 : 477).

Указан для Абхазии Ш. И. Кутателадзе (1985 : 112) со ссылкой на А. А. Колаковского (1961), который, однако, привел вид только для Аджарии (см. ниже).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция — Артвин, Ризе, Трабзон, Гиресун) (Browicz, 1984 : 23, map 29; Donner, 1990 : 461).

Примечание. Многими авторами указан только для Аджарии (sub *P. vilmoriniana*, Альбов, 1895 : 169; Гроссгейм, 1949 : 272; Колаковский, 1961 : 359; Тамамшян, 1967 : 200, табл. 17, *1*, карта 209; sub *P. medwedewii*, Манджавидзе и др., 1968 : 138; Махатадзе, 1986 : 199; Дмитриева, 1986 : 199, рис. 19; sub *P. decora*, Дмитриева, 1990 : 188; sub *Osmanthus decorus*, Yaltirik, 1978 : 157; Габриэлян и др., 1981 : 125; Белоусова, 1984 : 268, рис., карта; Browicz, 1984 : 23, map 29; Wielgorskaya, 1995 : 407).

**Приводим лектотип *Phillyrea medwedewii* Sred. и другие изученные гербарные экземпляры, собранные в Гурии** (все они происходят из одного и того же местонахождения).

Описан из Гурии («in sylvis umbrosis Guriae. Inter fluv. Natonebi [Natanebi] et Tscholok»). Лектотип (Имханицкая, h. l.): «Transcaucasia, Guria, Чолокская казенная дача, 250′, [VII 1874], [вег.], Sredinski [Н. К. Срединский] (sub nom. *Phillyrea Vilmoriniana* Boiss.; confirm. N. Kusnezow in sched.)» (LE!, iso («Гурия, 1874 г., [вег.], [Н. К. Срединский]. Гербарий Я. С. Медведева») — TGM!).

По протологу: «Crescit in sylvis umbrosis Guriae. Inter fluv. Natonebi et Tscholok, in altitudine 200′. Julio 1874 ann. ipse legi et Aprili et Majo 1875 ann. clar. vir. A. Mardanow [Mordanow] legit... Floret initio April. fructus maturesc. Majo».

«Гурия, вблизи г. Озургеты Кутаисской губернии, Чолокская лесная дача, в тенистом лесу, IV [цв.], V [пл.] 1887, А. Морданов. N. C. Sredinsky, Herbarium universale (sub nom. *Phillyrea Medwedewii* Sred.)» (LE!) (изданный гербарный образец, см. Имханицкая, 1993 : 91, № 7380); «Гурия, Озургетский у Кутаисской губ., 1887 г., [цв.], [А. Морданов]. Герб. Я. С. Медведева. Herb. Fl. Ross. N. Puring. Ex herbario Horti botanici Jurjevensis (sub nom. *Phillyrea Vilmoriniana* Boiss. et Bal.)» (LE!); «Гурия, № 154, [цв., пл.]. Я. Медведев (sub nom. *Phillyrea Vilmoriniana* Boiss. et Bal.; confifm. N. Kusnezow in sched.)» (LE!) (3 л.)

*O. decorus* был впервые собран в 1866 г. B. Balansa в горах Лазистана (сев.-вост. Турция) и назван E. Boissier на гербарной этикетке (Balansa, Plantes d'Orient, 1866 exsiccata) *Phillyrea Vilmoriniana*. Однако в 1867 г. он был опубликован под названием *P. decora* в «Дополнении к каталогам...», изданном Vilmorin—Andrieux et C[ie], а уже затем — повторно Boissier (1875) во «Flora Orientalis» как *P. vilmoriniana* (без ссылки на *P. decora*). B. Kasapligil (1970), основываясь на более раннем, приоритетном названии *P. decora*, сделал комбинацию *Osmanthus decorus*.

Протолог *P. decora* нам неизвестен. Указания первоисточника как в «Index Kewensis» (Jackson, 1894 : 495; «in Vilm, Fl. Pl. Terre, Suppl. (1867)»), так и у Kasapligil (1970 : 446; «in Vilmorin—Andrieux, Suppl. Cat. Fleurs de Pleine Terre (1867)»), на которые в своих обработках ссылаются ботаники, даны неточно. Согласно В. И. Липскому (Lipsky, 1898 : 288, 289), это растение было описано в 1867 г. Vilmorin—Andrieux «Supplément aux catalogues, ou liste des plantes qui paraissent pour la première fois sur nos catalogues». Это редкое, малоизвестное ботаникам ежегодное издание (не приведенное в библиографических справочниках и каталогах крупнейших библиотек мира, в том числе в каталоге Национальной библиотеки в Париже с обширным перечнем многочисленных публикаций известной фирмы Vilmorin—Andrieux et C[ie]) отсутствует (за исключением единственного тома за 1857 г.) в библиотеках Санкт-Петербурга. Оно не имеет ничего общего с «Supplément aux „Fleurs de pleine terre"», который был опубликован Vilmorin—Andrieux et C[ie] в 1884 г. — после выхода в свет в 1870 г. 3-го издания каталога «Les Fleurs de pleine terre». Вместо дополнения к его 2-му изданию (последнее датируется 1866 г.) в 1867 г. был издан «Atlas des fleurs de pleine terre». Судя по неточно приведенной номенклатурной цитате *P. decora*, в которой странным образом соединились названия двух совершенно разных работ: указанной Липским (см. выше) и каталога «Les Fleurs...», — Kasapligil, очевидно, не видел первоописания этого вида. В статье Kasapligil (1970) имеется лишь указание, что типовой образец *Osmanthus decorus* из коллекции Balansa (сев.-вост. Турция) находится в Париже. F. Yaltirik (1978 : 157), а также Кутателадзе (1985 : 112) в качестве типа *O. decorus* привели тип *Phillyrea vilmoriniara*. Согласно «Index Kewensis» (Jackson, 1894) и «Hortus Vilmorinianus» (Vilmorin, 1906 : 44, fig. 14), *P. decora* происходит из Лазистана («Lazistan»). Судя по просмотренным каталогам фирмы Vilmorin—Andrieux et C[ie], в протологе этого вида, скорее всего, не были указаны конкретный пункт сбора растений и коллектор.

**Приводим типовой материал *Phillyrea vilmoriniana* Boiss. et Bal.**

Описан из Лазистана. Тип (Синтипы?) «In montibus Ponti Lazici supra Rhizé ad pagum Andon et in parte inferiori vallis Khabackar [= Khaback, Kabak] 3600′, Bal [ansa]. Fl. Maio, fructus maturat Septembri» — G sec. Yaltirik, 1978 : 157, ut holotypus *O. decorus*; P sec. Kasapligil, 1970 : 447, ut type specimen *O. decorus*; iso («Vallée d'Andon (Lasistan) vers 700 mètres d'altitude, Juin—Septembre 1866, [fr.], B. Balansa. Arbuste atteignant 3 mètres de hauteur. Plantes d'Orient, sub nom. *Phillyrea Vilmoriniana* nov. sp. (Boiss.)») — LE!

Эндемик эвксинской флористической провинции (Колхидский сектор). Вид, находящийся под угрозой исчезновения. Внесен в «красные книги» СССР (Белоусова, 1984 : 268, рис., карта) и Грузии (sub *P. Wilmoriniana*, Кутателадзе, 1982 : 136, рис., карта). Подлежит полной охране (Габриэлян и др., 1981 : 125).

Единственный представитель азиатской секции *Osmanthus* и рода *Osmanthus* (40 видов) во флоре Кавказа и Юго-Зап. Азии (Green, 1972 : 489, map 1; Browicz, 1984 : 22, 23).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-49781).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Альбов Н. М.* Материалы для флоры Колхиды с рисунками. Prodromus Florae Colchicae. Тифлис; Женева, 1895. 287 с.

*Белоусова Л. С. Osmanthus decorus* (Boiss. et Bal.) Kasapl. // Красная книга СССР / Под ред. А. М. Бородина и др. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. Ч. 8. Высшие растения (сосудистые растения). С. 268. Карта.

*Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В.* и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. 2-е изд. Л., 1981. 264 с.

*Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

*Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

*Дмитриева А. А.* Род *Phillyrea* L. Филлирея // Дендрофлора Кавказа / Под ред. Л. Б. Махатадзе. Тбилиси, 1986. С. 198—201.

*Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1 / Под ред. Н. М. Шарашидзе. 327 с.

*Замятнин Б. Н.* Род Филирея — *Phillyrea* L. // Деревья и кустарники СССР / Под ред. С. Я. Соколова. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 474—477.

*Имханицкая Н. Н. Osmanthus decorus* (Boiss. et Bal.) Kasapl. // Список раст. Герб. фл. России и сопред. госуд. / Под ред. Н. Н. Цвелева. СПб., 1993 (1992). Т. 28 / Под ред. Г. Ю. Конечной. Вып. 148. С. 91, № 7380.

*Имханицкая Н. Н.* Семейство *Oleaceae* во флоре Кавказа. 1. Роды *Jasminum* и *Fraxinus* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 106—115.

*Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды. М., 1961. 461 с. (Материалы для познания фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. бот. Вып. 10 (XVIII)).

*Кузнецов Н. И.* Ord. I. *Oleaceae* // Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903. Ч. 4. Вып. 1. С. 231—269.

*Кутателадзе Ш. И. Phillyrea Wilmoriniana* Boiss. et Bal. // Красная книга Грузинской ССР / Под ред. В. Я. Качарава и др. Растения / Под ред. Н. Н. Кецховели. Тбилиси, 1982. С. 136. Карта (на груз. яз.).

*Кутателадзе Ш. И.* Сем. *Oleaceae* Hoffmgg. et Link // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1985. Т. 10 / Под ред. Ш. И. Кутателадзе. С. 106—118 (на груз. яз.).

*Манджавидзе Д. В.* и др. Деревья и кустарники Батумского ботанического сада / Под ред. Д. В. Манджавидзе. Тбилиси, 1968. 155 с.

*Махатадзе Л. Б.* Сем. *Oleaceae* Lindl. — Маслиновые // Дендрофлора Кавказа / Под ред. Л. Б. Махатадзе. Тбилиси, 1986. Т. 6. С. 153—183.

*Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

*Мулкиджанян Я. И.* Сем. *Oleaceae,* Маслиновые // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1980. Т. 7. С. 7—14.

*Связева О. А., Кубли В. А.* Сем. *Oleaceae* Lindl. — Маслинные // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР / Под ред. В. И. Грубова. Л., 1986. Т. 3. С. 121—126. Карты 69 (Б, Г), 70 (А, Б, В), 71 (В), 72 (А, Б).

*Тамамшян С. Г.* Сем. *Oleaceae* Hoffmannsegg et Link — Маслиновые // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 195—201.

*Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1972. 394 с.

*Boissier E.* Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1875. T. 4. Pt 1. 280 p.

*Browicz K.* Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa; Posnań, 1984. Vol. 3. 88 p.

*Donner J.* Distribution maps to P. H. Davis «Flora of Turkey, 1—10» // Linzer Biol. Beitr. 1990. Jg. 22. H. 2. S. 381—515.

*Green P. S. Osmanthus decorus* and disjunct Asiatic—Europaean distributions in the *Oleaceae* // Kew Bull. 1972. Vol. 26. N 3. P. 487—490.

*Jackson B. D. Phillyrea* L. // Index Kewensis plantarum phanerogamarum nomina et synonyma omnium generum et specierum... / Under direction of J. D. Hooker. Oxonii, 1894. Vol. 2. Fasc. 3. P. 495.

*Kasapligil B.* A new combination in *Osmanthus* Lour. (*Oleaceae*) from the Caucasian region // Phytologia. 1970. Vol. 20. N 7. P. 446—448.

*Lipsky W. H.* Florae Caucasicae imprimis Colchicae novitates (1895) // Acta Horti Petropol. 1898. T. 14. Fasc. 2. P. 244—316.

*Takhtajan A.* Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 588 p.

*Vilmorin Ph. L.* Hortus Vilmorianus. Catalogue des plantes ligneuses et herbacées existant en 1905 dans les collections de M. Ph. L. de Vilmorin et dans les cultures de MM. Vilmorin—Andrieux et Cie à Verrières-le-Buisson. Verrières-le-Buisson, 1906. 371 p.

*Wielgorskaya T.* Dictionary of generic names of seed plants / Consulting Ed. A. Takhtajan. New York, 1995. 570 p.

*Yaltirik F. Oleaceae* // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 145—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1998

SUMMARY

The native to the Caucasus *Ligustrum* and *Osmanthus* species with the citations of synonyms, types and geographical distribution are presented. *Phillyrea medwedewii* is lectotypified.

---

УДК 582.594.2(470) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© Л. В. Аверьянов

# РОД *SPIRANTHES* (*ORCHIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

L. V. AVERYANOV. THE GENUS *SPIRANTHES* (*ORCHIDACEAE*) IN RUSSIA

Изложены результаты критической таксономической обработки рода *Spiranthes* (*Orchidaceae*) во флоре России, представленного на территории страны, согласно современным представлениям, двумя видами — *S. spiralis* и *S. sinensis*. Дополнены диагнозы рода и двух изученных видов, впервые выполнены их детальные аналитические рисунки. На основе критического анализа всей доступной литературы и автентичного материала сведена обширная синонимика видов и составлен ключ для их определения. Выяснены экологическая приуроченность и распространение изученных видов.

Минуло более 60 лет со времени последней серьезной критической обработки семейства орхидных (*Orchidaceae*) на обширной территории России и прилегающих к ней ныне самостоятельных государств, слагавших некогда СССР (Невский, 1935). К настоящему времени эта фундаментальная по своей глубине и широте охвата материала работа, изложенная в 4-м томе «Флоры СССР», в значительной степени устарела. Это определяется постоянным накоплением большого числа ранее неизвестных сведений, основанных большей частью на обширных гербарных коллекциях, накопленных в послевоенный период. В настоящей работе излагаются результаты критической таксономической обработки одного из родов орхидных — рода *Spiranthes* Rich. на территории России.

## Род скрученник — *Spiranthes* Rich.

1817, Orch. Europ. Annot. : 20, 28, id. 1818, Mem. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4 : 42, 50, 58, nom. conserv. — *Aristotelea* Lour. 1790, Fl. Cochinch. ed. 1, 2 : 522, nom. reject., non Adans. 1763, nec L'Her. 1785—1786. — *Gyrostachys* Pers. 1807, Syn. 2 : 511. — *Ibidium* Salisb. 1812, Trans. Hort. Soc. 1 : 291.

Typus conserv. (Ellen, Leussink, Stafleu, 1979, Index Nomin. Generic. : 1651): *S. autumnalis* (Balb.) Rich., nom. illeg. (= *S. spiralis* (L.) Chevall.).

Многолетние наземные розеткообразующие травы с более или менее клубневидно утолщенными корнями, пучковидно собранными на укороченном корневище. Цветоносный побег прямостоячий, в нижней части с несколькими нормально развитыми эллиптическими, ланцетными или линейными, спирально расположенными листьями, ко времени цветения иногда отмирающими; в верхней части стебля листья уменьшающиеся, прицветниковидные. Соцветие — густой многоцветковый однобокий колос или однобокая колосовидная кисть со скрученной, обычно железисто опушенной осью. Прицветники травянистые, широкояйцевидные, охватывающие завязь, с оттянутой заостренной верхушкой, снаружи обычно железисто опушенные. Завязь сидячая или на очень короткой цветоножке, скрученная, обычно железисто опушенная. Цветки ресупинатные, белые, зеленоватые или розовые. Листочки околоцветника (кроме губы) яйцевидные, продолговатые или ланцетные, на верхушке туповатые, расположенные почти под прямым углом к завязи; боковые лепестки почти по всей длине слипаются краями с медианным чашелистиком и образуют подобие вытянутого, вперед направленного шлема; верхушки боковых лепестков остаются обычно свобод-

ными; боковые чашелистики от основания в стороны отогнутые; губа язычковидная, продолговатая или яйцевидная, с чашевидным основанием, охватывающим основание колонки и несущим по бокам по одной крупной мясистой железке, в средней части губа желобчато сложенная, образующая перехват, на верхушке плоская, по краю фестончато-волнистая. Колонка вытянутая, к верхушке расширенная, с широким рыльцем и вытянутым двулопастным клювиком; пыльник дорсальный, вперед направленный, яйцевидный; поллинии булавовидные, 2—4-раздельные, с терминальным сидячим маленьким прилипальцем; пыльца порошковатая в виде рыхлых крахмалистых масс. Коробочка яйцевидная или широкоэллиптическая, вверх направленная и прижатая к оси соцветия, открывающаяся 3(6) швами.

Около 50 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях всех материков, за исключением Африки. Наибольшая часть видов встречается в Америке. На территории России распространены 2 вида.

### КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SPIRANTHES* ФЛОРЫ РОССИИ

1. Ко времени цветения прикорневые листья отмирают и образуется розетка листьев побега следующего года; цветоносный побег во время цветения несет только прицветниковидные чешуевидные листья; прикорневые нормально развитые листья эллиптические; листочки околоцветника белые, губа белая, в центре к основанию зеленоватая; корневые клубни толстые, 5—12 мм толщ., в числе 1—3(4) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. *S. spiralis.*
— Во время цветения прикорневые листья сохраняются, развитая розетка листьев побега следующего года к этому времени не образуется; цветоносный побег в нижней части несет нормально развитые листья; прикорневые и нормально развитые стеблевые листья линейные или узколанцетные, редко ланцетные; листочки околоцветника розовые, губа светло розовая, иногда почти белая; корневые клубни тонкие, 2—3(4) мм толщ., большей частью в числе 4—6 . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. *S. sinensis.*

1. *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. 1827, Fl. Gen. Env. Paris, 2 : 330. — *Ophrys spiralis* L. 1753, Sp. Pl. : 945. — *O. autumnalis* Balb. 1801, Elench. : 96. — *Ibidium spirale* (Balb.) Salisb. 1812, Trans. Hort. Soc. 1 : 291. — *Spiranthes atumnalis* (Balb.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot. : 37. — *Gyrostachys autumnalis* (Balb.) Dum. 1827, Fl. Belg. : 134. — *Spiranthes spiralis* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 290. — Скрученник спиральный.

Описан по материалам из Италии, Франции и Англии («Habitat in Italiae, Galliae, Angliae graminosis»), Lectotypus (Baumann et al., 1989): Brunfels, 1530, Herb. viv. eic., 1 : 105, Ic. «*Satyrion odoriferum*».

Клубни толстые, мясистые, продолговатые, от основания постепенно сужающиеся, на верхушке туповато заостренные, 2—6 см дл. и 0.5—1(1.2) см толщ., в числе 1—3(4). Стебель 10—25(35) см выс. с 3—6(7) травянистыми или пленчатыми прижатыми прицветниковидными, на верхушке оттянуто заостренными листьями 1—3 см дл., 0.2—0.5 см шир. Нормально развитые прикорневые листья цветоносного побега ко времени цветения полностью отмирают, но к этому времени формируется розетка прикорневых листьев побега следующего года. Нормально развитые прикорневые листья в числе 4—5(6), широкоэллиптические, 2—5(8) см дл., 0.8—1.5 см шир., к основанию часто суженные в широкий черешок, на верхушке обычно коротко заостренные. Соцветие — густой многоцветковый однобокий колос или однобокая колосовидная кисть 3—10(12) см дл. со скрученной, более или менее густо железисто опушенной осью. Прицветники травянистые, узкояйцевидные или широколанцетные, с оттянутой заостренной верхушкой, охватывающие завязь, снаружи рассеянно железисто опушенные, 5—12 мм дл., 1.5—3 мм шир., по длине превышают завязь. Завязь сидячая или на очень короткой цветоножке, скрученная, рассеянно железисто опушенная, 2—3 мм дл., около 1 мм шир. Цветки ресупинатные, с прият-

ным сладковатым запахом, в числе (5)10—30(40), листочки околоцветника (кроме губы) белые, губа белая, в центре к основанию зеленоватая. Чашелистики широколанцетные до узкояйцевидных, на верхушке туповатые, (2.5)3—5(5.5) мм дл., около 1.5—2 мм шир., с широким основанием и 3 главными жилками, снаружи рассеянно мелко опушенные, к основанию с примесью железистых волосков; боковые чашелистики в стороны отогнутые. Боковые лепестки широколанцетные, на верхушке туповатые, (2)3—4(5) мм дл., около 1—1.5 мм шир., с широким основанием и 1 главной жилкой, голые, более чем на 3/4 своей длины слипаются краями с медианным чашелистиком, образуя подобие узкого, вытянутого, вперед направленного шлема; верхушки лепестков и чашелистика при этом остаются свободными. Губа широкояйцевидная, с широким чашевидным основанием, охватывающим основание колонки, несущим по бокам по одной крупной мясистой железке, в средней части губа желобчато сложенная, образующая широкий перехват, на верхушке плоская, по краю фестончато-волнистая, 3—4.5(5.5) мм дл., 2.5—4.5 мм шир. Колонка вытянутая, к верхушке расширенная, с широким полуокруглым рыльцем и двулопастным клювиком; пыльник яйцевидный, на верхушке с коротким острокопечием. Коробочка яйцевидная, 3—5 мм дл., 2—3.5 мм шир., с немного скошенной верхушкой (рис. 1).

Время цветения. Август—сентябрь.

Экологическая приуроченность. Низкотравные луга, развивающиеся на тяжелых глинистых и суглинистых почвах; лесные лужайки и поляны; осветленные леса и заросли кустарников; сыроватые выгоны и залежи до 1000 м над ур. м.

Распространение на территории России: Сев. Кавказ.

Распространение за пределами России: Атл., Центр., Южн. и Юго-Вост. Европа (включая Зап. Закавказье и Крым); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Талыш, Сирия, Турция, сев. Иран).

Примечание. В пределах России *S. spiralis* достоверно известен пока только из предгорных районов Краснодарского края (Портениер, 1998),[1] однако вполне вероятно, что этот вид распространен на Северном Кавказе значительно шире и встречается не слишком редко, но легко пропускается коллекторами из-за позднего цветения. По наблюдениям Т. Н. Поповой (личное сообщение), *S. spiralis* встречается также в Дагестане (Буйнакский р-н, северо-западный макросклон Гимринского хребта в окр. пос. Аркани), однако гербарных образцов, подтверждающих это, мы не видели. На территории своего распространения *S. spiralis* способен активно проникать во вторичные растительные сообщества, с легкостью поселяясь на вторичных лесных лугах, низкотравных пастбищах и старых залежах. Вид довольно декоративен и легко культивируется.

2. *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, 1908, Orch. 2 : 33. — *Neottia sinensis* Pers. 1807, Sen. Pl. 2, 2 : 511. — *Ophrys spiralis* Georgi, 1775, Reise 1 : 232, non L. 1753. — *Aristotelea spiralis* Lour. 1790, Fl. Cochinchin. ed. 1, 2 : 522. — *Epidendrum aristotelea* Raeusch. 1797, Nomencl. ed. 3 : 265, nom. illeg. — *Neottia australis* R. Br. 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. : 319. — *N. flexuosa* Smith, 1813, in Rees, Cyclop. 24, Neottia N 9. — *N. parviflora* Smith, 1813, in Rees, Cyclop. 24, Neottia N 10, non Blume, 1825, nec Schlechter, 1924. — *N. amoena* Rud. ex Bieb. 1819, Fl. Taur. Cauc. 3 : 606.[2] — *Spiranthes pudica* Lindl. 1821, Coll. Bot.: tab. 30. — *Neottia australis* R. Br. var. *chinensis* Lindl. 1821, Bot. Reg. 7 : tab. 602. — *Spiranthes australis* (R. Br.) Lindl. 1824, Bot. Reg. 10; sub tab. 823. — *S. parviflora* (Smith) Lindl. 1824, Bot. Reg. 10 : sub tab. 823. — *S. flexuosa* (Smith) Lindl. 1824, Bot. Reg. 10 : sub tab. 823. — *Neottia crispata* Blume, 1825, Bijdr. 8 : 406. — *Spiranthes amoena* (Rud. ex Bieb.) Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 708. — *Neottia pudica* (Lindl.) Sweet, 1830, Hort. Britt. ed. 2 : 485. — *Spiranthes wightiana* Lindl. 1832, inWall. Cat. : N 7378, nom. nud. — *Calanthe australis*

---

[1] На территории Краснодарского края *S. spiralis* пока известен только по 2 сборам: «Западный Кавказ, в 20 км к юго-западу от Майкопа, близ автострады на Апшеронск, 44° 29′ с. ш., 39° 56′ в. д., около 300 м над ур. м., IX 1995, N. Portenier» (LE); «Северный Кавказ, Краснодарский край, южн. окраина г. Хвалынска, с. Травалево, низкотравное пастбище, 29 VIII 1996, Г. Конечная, А. Хааре» (LE).

[2] Аутентичный образец, использованный М. Биберштейном при описании этого вида, был собран Адамсом (M. F. Adams) в 1806 г. в Даурии и предварительно назван Рудольфом (J. H. Rudolph) на этикетке как *Ophrys amoena*. Этот образец выбран нами здесь в качестве лектотипа. Lectotypus («*Neottia amoena* sppl. *Ophrys amoena* Rud. Ex Daguria Adam a. 1806») — LE!

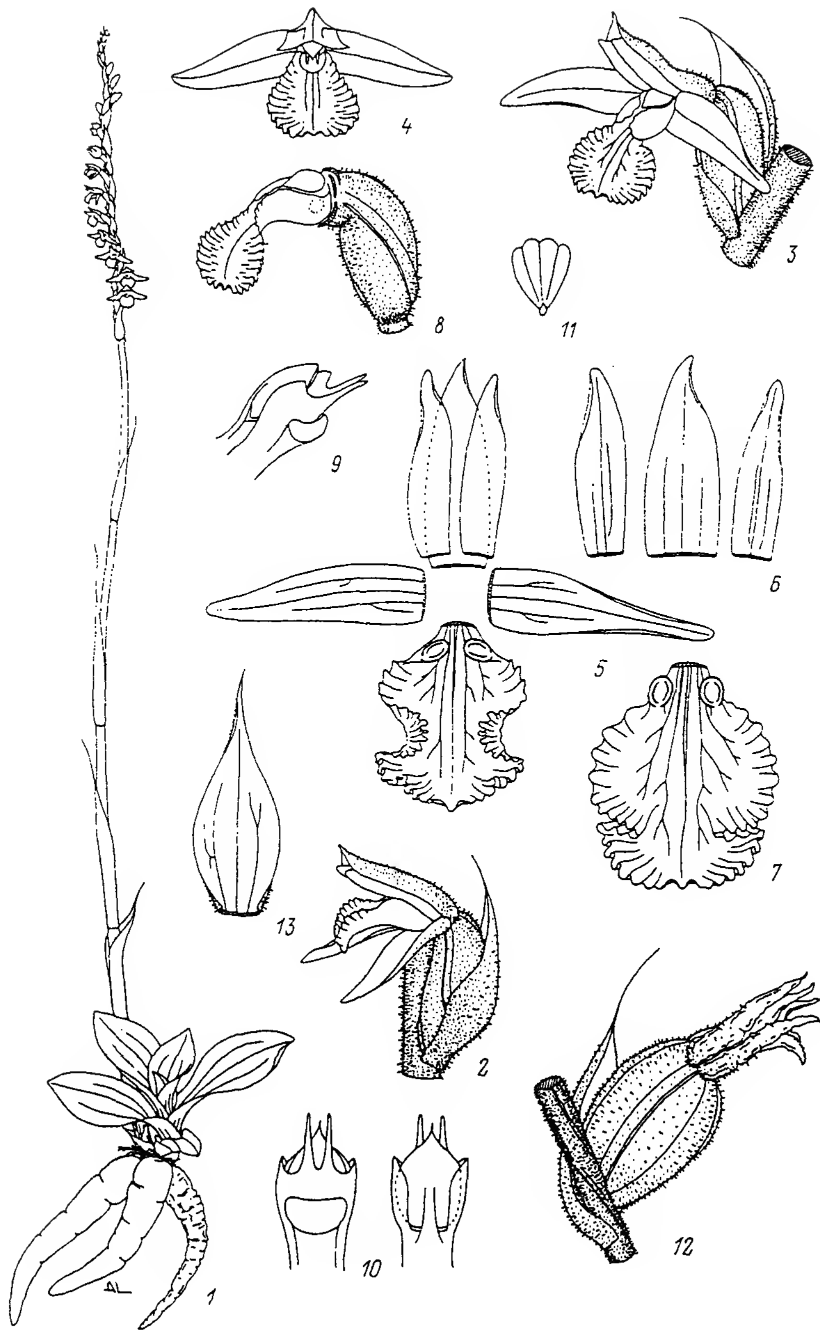



Рис. 1. *Spiranthes spiralis*.

*1* — цветущее растение; *2* — раскрывающийся цветок (вид сбоку); *3*, *4* — полностью раскрывшийся цветок (*3* — вид сбоку, *4* — спереди); *5* — отчлененные листочки околоцветника; *6* — отчлененные и расправленные лепестки и медианный чашелистик; *7* — расправленная губа; *8* — губа и завязь с отчлененными листочками околоцветника; *9*, *10* — колонка (*9* — вид сбоку, *10* — вид снизу и сверху); *11* — поллинии; *12* — созревающая коробочка; *13* — прицветник (вид с вентральной стороны).

Ait. ex Loud. 1839, Hort. Brit. Suppl. 2 : 615, nom. nud. — *Spiranthes longispicata* A. Rich. 1841, Ann. Sci. Nat. ser. 2, 15 : 78. — *S. densa* A. Rich. 1841, Ann. Sci. Nat. ser. 2, 15 : 78. — *S. indica* Steud. 1841, Nomencl. ed. 2 : 625. — *Sarcoglottis pudica* (Lindl.) P. N. Don, 1845, Hort. Cantabrig. ed. 13 : 590. — *Spiranthes novae-zeylandiae* Hook. f. 1853, Fl. N. Zeal. 1 : 243. — *S. crispata* Zoll. 1854, Syst. Verz. : 89. — *S. australis* (R. Br.) Lindl. var. *pudica* (Lindl.) Lindl. 1855, Journ. Bot. (Hook.), 7 : 38. — *S. stylites* Lindl. 1857, Journ. Linn. Soc. Bot. 1 : 178. — *Gyrostachys australis* (R. Br.) Blume, 1858, Fl. Jav. Orch. : 107, tab. 37. — *G. amoena* (Rud. ex Bieb.) Blume, 1858, Fl. Jav. Orch. : 108. — *G. australis* (R. Br.) Blume var. *amoena* (Rud. ex Bieb.) Blume, 1859, Fl. Jav. Orch. : 129. — *G. australis* (R. Br.) Blume var. *flexuosa* (Smith) Blume, 1859, Fl. Jav. Orch. : 130, tab. 38. — *Spiranthes australis* (R. Br.) Lindl. var. *suishaensis* Hayata, 1916, Icon. Pl. Formos. 6 : 86. — *S. suishaensis* Schlechter, 1919, Feddes Repert. 4 : 161. — *S. aristotelea* Merr. 1919, Philip. Journ. Sci. 15 : 230. — *S. suishaensis* (Hayata) Hayata, 1921, Icon. Pl. Formos. 10 : 33. — *S. australis* (R. Br.) Lindl. var. *viridiflora* Makino, 1926, Journ. Jap. Bot. 3 : 5. — *S. australis* (R. Br.) Lindl. var. *sinensis* (Pers.) Gagnep. 1933, Fl. Gen. Indochine, 6, 4 : 546. — *S. spiralis* Makino, 1934, Journ. Jap. Bot. 3, 7 : 25, non (L.) Chevall. 1827, nec C. Koch, 1849. — *S. spiralis* Makino var. *depauperata* Honda, 1935, Bot. Mag. (Tokyo), 49 : 698. — *S. spiralis* Makino var. *albescens* Honda, 1935, Bot. Mag. (Tokyo), 49 : 791. — *S. sinensis* (Pers.) Ames. var. *albescens* (Honda) Honda, 1936, Bot. Mag. (Tokyo), 50 : 669. — *S. spiralis* Makino f. *albiflora* Matuda, 1936, Tohuku Hakubutu-Kai, 1 : 136. — *S. sinensis* (Pers.) Ames f. *albiflora* (Matuda) Iwabrechi, 1936, Tohuku Hakubutu-Kai, 1 : 136. — *S. sinensis* (Pers.) Ames var. *depauperata* (Honda) Honda, 1936, Bot. Mag. (Tokyo), 50 : 669. — *S. sinensis* (Pers.) Ames var. *viridiflora* (Makino) Ohwi, 1953, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 33 : 69. — *S. sinensis* (Pers.) Ames subsp. *australis* (R. Br.) Kitamura, 1964, Act. Phytotax. Geobot. 21 : 23. — *S. lancea* (Thunb.) Back., Bakhuizen et van Steenis var. *chinensis* (Lindl.) Hatusima, 1968, Journ. Geobot. 16 : 80. — *S. sinensis* (Pers.) Ames var. *amoena* (Rud. ex Bieb.) Hara, 1969, Journ. Jap. Bot. 44 : 59. — *S. hongkongensis* S. Y. Hu et G. Barretto, 1976, Chung Chi Journ. 13, 2 : 2. — Скрученник китайский.

Описан из Южн. Китая («Hab. prope Cantonem Sinarum»). Typus — L?

Клубни тонкие, цилиндрические, шнуровидные, (1)3—6(8) см дл., (1)2—3(4) мм толщ., в числе (1)3—6(10). Стебель (10)15—35(45) см выс., в нижней части с 2—4(6) нормально развитыми линейными или узколанцетными, редко ланцетными, на верхушке туповато заостренными листьями, (2)4—12(15) см дл., (1)2—4(10) мм шир., в верхней части листья постепенно уменьшающиеся, прицветниковидные, на верхушке оттянуто заостренные, в числе 2—4(5), 0.5—2.5(3) см дл., 1—2(3) мм шир. Соцветие — густой многоцветковый однобокий колос или однобокая колосовидная кисть, (1)4—12(14) см дл., 0.4—0.9(1.2) см шир., со скрученной, более или менее густо железисто опушенной осью. Прицветники травянистые, узкояйцевидные или широколанцетные, охватывающие завязь, с оттянутой заостренной верхушкой, снаружи рассеянно железисто опушенные, 4—8(10) мм дл., 1—2.5(3) мм шир., по длине обычно превышают завязь. Завязь сидячая или на очень короткой цветоножке, скрученная, рассеянно железисто опушенная, 2—3(4) мм дл., около 1 мм шир. Цветки ресупинатные, в числе (5)10—35(45), листочки околоцветника (кроме губы) розовые, губа светло-розовая, изредка почти белая. Чашелистики ланцетные или широколанцетные, на верхушке туповатые, (2.5)3—6(7) мм дл., (0.8)1—1.5(2) мм шир., с широким основанием и 3 главными жилками, снаружи в основании рассеянно железисто опушенные; боковые чашелистики в стороны отогнутые. Боковые лепестки продолговатые, на верхушке туповато округлые, 3—5.5(6) мм дл., 1—1.5(2) мм шир., с широким основанием и 1 главной жилкой, голые, более чем на 2/3 своей длины слипаются краями с медианным чашелистиком, образуя подобие узкого, вытянутого, вперед направленного шлема; верхушки лепестков и чашелистика при этом остаются свободными. Губа продолговато-овальная, с широким чашевидным основанием, охватывающим основание колонки, несущим по бокам по

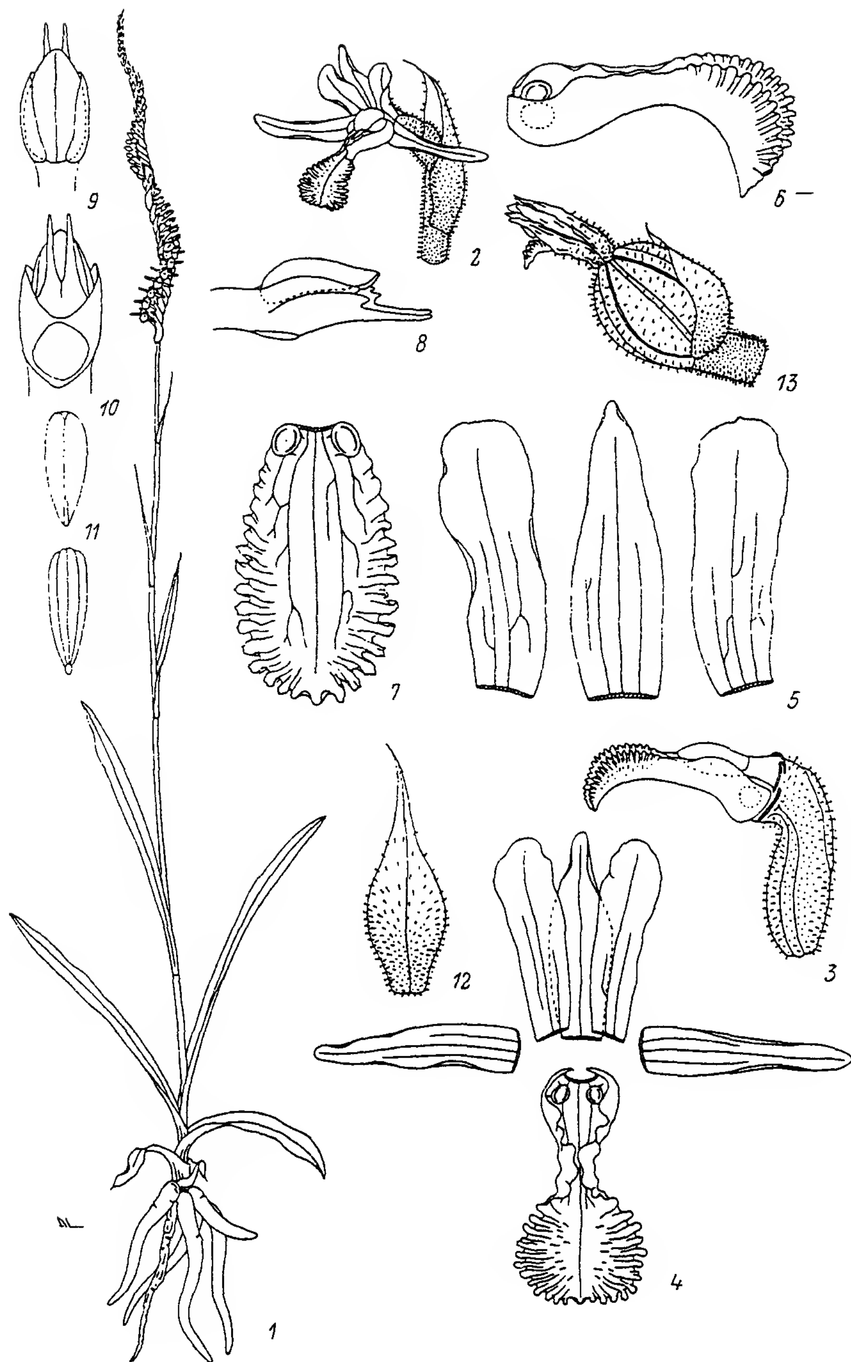



Рис. 2. *Spiranthes sinensis.*

*1* — цветущее растеиие; *2* — раскрывшийся цветок (вид сбоку); *3* — губа и завязь с отчлеиенными листочками околоцветиика; *4* — отчлеиениые листочки околоцветника; *5* — отчлеиенные и расправлениые лепестки и медианиый чашелистик; *6* — отчлеиенная губа (вид сбоку); *7* — расправлениая губа; *8—10* — колоика (*8* — вид сбоку, *9* — вид сверху, *10* — вид сиизу); *11* — поллинии (вид сверху н сиизу); *12* — прицветник с дорсальиой стороиы; *13* — созревающая коробочка.

одной крупной мясистой железке, в средней части губа желобчато сложенная, образующая перехват, на верхушке плоская, по краю мелко фестончато-волнистая, 3.5—5.5(6.5) мм дл., 2—3 мм шир. Колонка вытянутая, к верхушке расширенная, с широким округлым рыльцем и двулопастным клювиком; пыльник яйцевидный, на верхушке туповатый. Коробочка яйцевидная, 3—5(7) мм дл., 2—3.5 мм толщ., с немного скошенной верхушкой (рис. 2).

Время цветения. Июль—август.

Экологическая приуроченность. Низкотравно-злаковые группировки растительности, развивающиеся на более или менее постоянно влажных тяжелых глинистых и суглинистых почвах; суходольные и пойменные луга; небольшие сфагновые торфянистые болотца; сыроватые выгоны и залежи.

Распространение на территории России: Ср. и Южн. Урал, юг Зап. и Вост. Сибири, юг Дальнего Востока, Сахалин и Курильские острова.

Распространение за пределами России: тропические, субтропические и умеренно-климатические области континентальной Азии, Япония, острова Шри-Ланка, Тайвань, Хайнань, Филиппины, Большие и Малые Зондские о-ва, Австралия, Тасмания, Новая Зеландия и более мелкие острова западной части Тихого океана.

Примечание. Самые западные из известных местонахождений *S. sinensis* в Евразии находятся на территории Среднего и Южного Урала (Гуфранова, Кучеров, 1988), где он, по-видимому, впервые был собран С. А. Невским к северу от Челябинска.[3] На юге Сибири, Дальнего Востока и Сахалине вид распространен довольно широко (Пешкова, 1979; Иванова, 1987; Вышин, 1996, и др.) и является относительно обычным. Северная граница его ареала на территории континентальной Азии проходит приблизительно по широте 60° и лишь на Дальнем Востоке опускается к югу, проходя примерно по широте 55°.

На всем протяжении своего распространения *S. sinensis* способен активно внедряться во вторичные открытые низкотравные более или менее нарушенные растительные сообщества. На территории России кроме мест естественного обитания этот вид нередко можно встретить на пастбищах, выгонах, сенокосных лугах, старых залежах, а иногда и по обочинам дорог. Растение довольно декоративно и легко культивируется.

*S. sinensis* — очень полиморфный вид. Изучение его морфологической изменчивости в пределах всего ареала не дает достаточных оснований для выделения особей, обитающих в умеренной зоне Евразии, в качестве самостоятельного таксона *S. amoena* (Bieb.) Spreng., как это принято в большинстве отечественных флористических обработок (Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Пешкова, 1979; Иванова, 1987; Вышин, 1996, и др.). В северной (а также в южной) части ареала экземпляры этого вида отличаются в среднем несколько более крупными и более ярко окрашенными цветками, однако по общему габитусу, опушению, строению листочков околоцветника, а также другим морфологическим признакам они неотличимы от растений, встречающихся в субтропической и тропической зонах. Относительно крупноцветковые и ярко окрашенные формы *S. sinensis* спорадически встречаются на всем протяжении распространения этого вида и выраженного самостоятельного ареала не образуют, с очевидностью представляя естественную изменчивость вида. На территории тропической Азии более обычны экземпляры *S. sinensis* с бледно окрашенными, почти белыми, едва розоватыми цветками. В таких популяциях чаще обычного встречаются альбиносные формы, разные варианты которых неоднократно описывались как *S. australis* var. *viridiflora* Makino (*S. sinensis* var. *viridiflora* (Makino) Ohwi), *S. spiralis* var. *albescens* Honda (*S. sinensis* var. *albescens* (Honda) Honda) и *S. spiralis* f. *albiflora* Matuda (*S. sinensis* f. *albiflora* (Matuda) Iwabrechi). Формы с густо опушенной завязью и хорошо выраженным опушением чашелистиков были описаны в ранге вида с территории Гонконга как *S. hongkongensis* S. Y. Hu et G. Barretto.

Исследования, результаты которых частично представлены в настоящей публикации, выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 97-04-48283).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Вышин И. Б.* Сем. 152. Ятрышниковые, или Орхидные — *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301—339.

*Гуфранова И. Б., Кучеров Е. В.* Сем. 35. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые, Орхидные // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae*. М., 1988. С. 195—209.

---

[3] «Башкирия. Аргаяшский кантон. Сырые луга на песке и заросли кустарников по берегу оз. Тептяли. 30 VIII 1925. С. А. Невский» (LE).

*Иванова Е. В.* Семейство *Orchidaceae* — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. *Araceae—Orchidaceae.* С. 125—145.

*Невский С. А.* Порядок 9. Мелкосеменные — *Microspermae* // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 588—730.

*Пешкова Г. А.* Семейство *Orchidaceae* — Орхидные // Флора центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. Оноклеевые—Камнеломковые. С. 234—245.

*Смольянинова Л. А.* Сем. 176. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. М.; Л., 1976. Т. 2. С. 10—59.

*Портениер Н. Н.* Флористические находки на Западном Кавказе // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 113—114.

*Baumann P., Kuenkele S., Lorenz R.* Die nomenklatorischen Typen der von Linnaeus veroffentlichten Namen europaischer Orchideen // Arbeitskr. Heimische Orch. (Baden-Wuerttemb.). 1989. J. 21. H. 3. S. 355—700.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 V 1998

---

УДК 582.669.2(470) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© **Г. А. Лазьков**

# ОБЗОР СЕКЦИИ *GRAMINIFORMES* РОДА *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ

G. A. LAZKOV. A SYNOPSIS OF THE SECTION *GRAMINIFORMES* OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA

Приведен обзор секции *Graminiformes* рода *Silene* на территории России (10 видов).

Секция *Graminiformes* объединяет многолетние двудомные, голые или слабо опушенные растения с линейными или линейно-ланцетными листьями и кистевидным соцветием. Чашечка перепончатая, трубчато-колокольчатая или яйцевидно-колокольчатая, более или менее вздувающаяся. Лепестки до середины или немного глубже рассеченные, с голыми или реснитчатыми по краям ноготками и голыми тычиночными нитями. Карпофор опушенный. Всего в данной секции насчитывается 13—14 видов, 10 из которых произрастают на территории России.

Большинство видов секции являются критическими, и, по мнению отдельных авторов (Кожевников, 1985 : 96), представляют собой единый вид-агрегат, попытки изучения которого «породили подлинный таксономический и номенклатурный хаос». Виды секции близки между собой, многие обладают значительной внутривидовой изменчивостью, а в ряде случаев представляют собой географические или экологические расы, различия между которыми иногда достаточно трудно отразить в ключе, хотя в гербарии и при наблюдении в природе они хорошо отличаются. Поэтому трудно согласиться с некоторыми авторами (Rohrbach, 1868; Williams, 1896; Кожевников, 1985, 1994), объединяющими виды этой секции в один или два вида. По-видимому, причиной такого подхода являлось и является одностороннее использование только генеративных признаков, таких как строение чашечки и рассеченность пластинки лепестка, которые в ряде случаев сильно варьируют в пределах вида, а иногда в значительной мере сходны у различных видов. В работе при разграничении видов этой секции мы использовали комплекс признаков как вегетативных, так и генеративных органов. В результате нашего исследования уточнен состав и границы ареалов видов, один вид восстановлен из синонимов, два вида впервые приводятся для территории России. Указания на распространение видов даны по материалам гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в соответствии с

ботанико-географическим районированием, принятым во «Флоре СССР». Для приводимых впервые или восстановленных в настоящей работе видов указывается более подробное распространение. Поскольку эти виды ранее смешивались с другими близкими видами, для них приводится перечень изученных образцов.

Для всех названий, как принятых, так и синонимов, указывается типовой образец или «locus classicus». В тех случаях, когда типовой материал оказался доступным для изучения, проведена лектотипификация.

Sectio *Graminiformes* Lazkov, 1997, Бот. журн. 82, 1 : 109. — Sect. *Graminifolia* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 3 : 236, p. p., excl. typo et sp. ex Amer. Bor.

Тип: *S. chamarensis* Turcz.

### КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Ноготок лепестка голый, иногда опушенный по краю редкими короткими ресничками . . . . . . . . . . 3.
— Ноготок лепестка густо опушен по краю длинными густыми ресничками . . 2.
2. Цветки крупные (8—10 мм дл.), чашечка вздутая, каудекс относительно мягкий, травянистый, вегетативные побеги обычно укороченные . . 1. *S. graminifolia*
— Цветки мелкие (5—7 мм дл.), чашечка невздутая, каудекс твердый, как бы одревесневающий, вегетативные побеги обычно удлиненные . . . 2. *S. stylosa*
3. Стеблевые листья под соцветием в числе 8—10 пар, линейно-ланцетные или ланцетные, в пазухах обычно с многочисленными укороченными побегами; прикорневые побеги обычно отсутствуют, дерновина не образуется . . . . . 4.
— Стеблевые листья под соцветием в числе 2—7 пар, линейные или линейно-ланцетные, в пазухах обычно без укороченных побегов или укороченные побеги немногочисленные; прикорневые побеги обычно имеются, растения часто образуют плотную или более рыхлую дерновину . . . . . . . . . . 5.
4. Чашечка 4—6 мм дл., ширококолокольчатая; цветки прямостоящие или слегка отогнутые в сторону, в довольно плотном колосовидно-мутовчатом соцветии на концах ветвей (с каждой стороны междоузлия выходят по 2—4 цветка); лист по краю с изогнутыми к верхушке листа волосками или хрящеватыми зубчиками; растение неклейкое . . . . . . . . . . 10. *S. macrostyla*
— Чашечка 7—9 мм дл., узко- или трубчато-колокольчатая; цветки поникающие или отогнутые в сторону, в кистевидном, реже кистевидно-метельчатом соцветии (с каждой стороны междоузлия выходит обычно 1 цветок); лист по краю гладкий или шероховатый от коротких прямых волосков; растение обычно клейкое . . . . . . . . . . 9. *S. foliosa*
5. Цветки одиночные, а если в числе нескольких (не более 5), то расставленные по стеблю в узком кистевидном соцветии, обычно выходят по одному из пазух верхних листьев с одной стороны стебля и лишь тогда в самом верхнем междоузлии иногда бывают два супротивно расположенных цветка; лепестки лиловые, розоватые, иногда почти белые . . . . . . . . . . 6.
— Цветки в числе 5 и более (редко 3), собраны в более или менее компактное соцветие, расположены по 1—2 супротивно в пазухах верхних листьев, а если соцветие малоцветковое, то только самый верхний цветок бывает одиночным и цвет лепестков различный, но не лиловый . . . . . . . . . . 7.
6. Листья отмирают почти полностью, или остатки листовых черешков мягкие, скручивающиеся; растения обычно образуют рыхлую дерновину с более или менее тонкими каудикулами; стебли часто клейкие (Дальний Восток, преимущественно южный Сихотэ-Алинь) . . . . . . . . . . 8. *S. tokachiensis*
— Каудекс покрыт твердыми остатками листовых черешков; растения образуют плотную подушковидную дерновину; стебли неклейкие (Арктическая и Восточная Сибирь, Дальний Восток (кроме южного Сихотэ-Алиня)) . . . . . . . . . . 7. *S. stenophylla*

7. Стебель клейкий (иногда клейкость плохо заметна) . . . . . . . . . . . . . . . . 8.
— Стебель неклейкий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9.
8. Цветки в немногоцветковом соцветии (часто не более 5—7), на цветоножках обычно длиннее чашечки, во время цветения поникающие. Листья мягкие, голые, пластинка листа к основанию сужается, а затем снова расширяется, образуя чешуевидный придаток на каудексе, более широкий, чем самая узкая часть листа. Отмирает только верхняя часть листа, а нижняя в виде длинного оформленного чешуевидного придатка желтого цвета остается на каудексе. Растения часто образуют плотную подушковидную дерновину (в Сибири на гольцах, а также в арктических тундрах) . . . . . . . . . . . . . . 3. *S. chamarensis*
— Цветки в более или менее многоцветковом соцветии (обычно не менее 5—7, редко 3) на цветоножках, равных или короче чашечки, во время цветения вверх торчащие. Листья жесткие, иногда опушенные, листовая пластинка постепенно сужена к основанию и расширяется только во влагалище. При отмирании листьев каудекс покрыт сероватыми остатками листовых черешков, не образующими оформленного чешуевидного придатка, или же отмершие листья остаются на каудексе почти целиком. Растения образуют плотную дерновину, напоминающую дерновину степных злаков (песчаные боры побережья оз. Байкал) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. *S. ambigua*
9. Цветки в немногоцветковом (обычно не более 5—7), рыхлом соцветии на цветоножках равных или длиннее чашечки, направленные в стороны, во время цветения, возможно, слегка поникающие. Листья более или менее мягкие, голые; каудекс с малочисленными, плохо сохраняющимися остатками листьев. При основании стебля вегетативные побеги отсутствуют или единичные, дерновина обычно не образуется (Дальний Восток, Посьетский р-н, «Синий Утес») . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6. *S. oliganthella*
— Цветки в более или менее многоцветковом (обычно не менее 5—7, редко 3), плотном соцветии на цветоножках равных или короче чашечки, во время цветения вверх торчащие. Листья жесткие, часто опушенные; каудекс покрыт многочисленными сероватыми остатками листовых черешков или же отмершие листья остаются на каудексе почти целиком. Растения образуют плотную дерновину, напоминающую дерновину степных злаков, с многочисленными вегетативными побегами. Если каудекс с немногочисленными остатками листьев и растения не образуют дерновины, то соцветие многоцветковое, плотное, цветки во время цветения вверх торчащие, на цветоножках короче чашечки, стеблевые листья многочисленные, при основании стебля имеются хорошо развитые вегетативные побеги (от Сибири до Дальнего Востока, за исключением северных районов) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. *S. jeniseensis*

1. *S. graminifolia* Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 368. — *S. stylosa* β. *alpicola* Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 144. — *S. guilelmi-waldemarii* Klotzsch, 1862, in Klotzsch et Garcke, Bot. Ergeb. Reise Prinz Waldem. Preuss.: 140, tab. 31. — *S. schischkinii* K. Sobol. 1953, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 1—2(75—76) : 2, non Vved. 1953. — *S. sobolevskajae* Czer. 1981, Сосудист. раст. СССР : 171.

Описан с Алтая («in alpibus Altaicus»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «in rupestribus alpium altaicarum, ... 1806» (G).

Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь : Анг.-Саян.

Общее распространение: Сев. Монг.; Ср. Азия; Западные Гималаи.

Примечание. *S stylosa* β. *alpicola* описан с Алтая («in alpinis»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «Herb. Ledebour 665, Altai, in alpe Tschuja, locis lapidosis, Jul. 1826» (LE!). *S. guilelmi-waldemarii* описан из Гималаев («im Himalaja, Dr. Hoffmeister»). *S. schischkinii* описан из Тувы. Тип: «Тувинская обл., Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, между перевалами Асхату-даба и Кара-Емата, 49° 55′ с. ш. и 89° 25′ в. д., альпийский луг, 5 VIII 1947, К. А. Соболевская» (LE!).

2. *S. stylosa* Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 144, p. p. — *S. stylosa* α. *rupicola* Bunge, 1830, l. c. : 144. — *S. karkaralensis* A. Dmitr. et M. Pop. 1961, Фл. Казахст.

3 : 435. — *S. tenuis* auct. non Willd.: Bunge, 1835, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 6, 2 : 544, p. p., quoad pl. Schang. et pl. e fl. Katun. — *S. graminifolia* auct. non Otth: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 625, p. p., quoad syn. *S. stylosa*; Зуев, 1990. Бюл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 95, 1 : 98; он же, 1993, Фл. Сиб. 6 : 65.

Описан с Алтая («α. in rupium fissuris, β. in alpinis»). Лектотип (Лазьков, 1997): «Herb. Ledebour 659, Altai, 1826» (LE!).

Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян.

Общее распространение: Ср. Азия.

Примечание. Этот вид слабо отличается от *S. graminifolia*; в ряде случаев имеются переходные формы. Часто имеет разветвленное соцветие, почти невздувающуюся чашечку; судя по определениям в гербарии, именно он рассматривался ранее (Bunge, 1835) как *S. tenuis* Willd. s. str.

*S. karkaralensis* описан из Казахстана. Тип: «Prov. Pavlodarensis, in rupis granitosis prope urb. Bajan-aul. 24 VI 1937, A. Dmitrieva» (AA).

3. *S. chamarensis* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 578. — *S. chamarensis* Turcz. var. *minor* Turcz. 1842, l. c. : 578. — *S. paucifolia* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 306. — *Viscaria intermedia* Ledeb. 1842, l. c. : 329. — *Silene chamarensis* Turcz. var. *paucifolia* (Ledeb.) Kryl. 1931, Фл. Зап. Сиб. 5 : 1059. — *S. chamarensis* Turcz. subsp. *paucifolia* (Ledeb.) Kuvaev, 1981, Бот. журн. 66, 7 : 949. — *S. tenuis* subsp. *paucifolia* (Ledeb.) Ju. Kozhevn. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 110.

Описан из Сибири («in alpe Chamar et in rupibus ad Schebutui; var. minor in alpe Kawokta et ad lacus Tessensis»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «in alpe Chamar, 1828. Turczaninov» (LE!). Синтипы: «In alpinis ad lacus Tessensis. 1834, legit Kuznetzoff»; «in alpe Kawokta, 1834, Turcz.» (LE!).

Арктика: Аркт. Евр., Аркт. Сиб.; Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян., Даур., Лен.-Кол.; Дальн.Восток: Зее-Бур.

Общее распространение: Сев. Монг.

Примечание. *Viscaria intermedia* описан из Сибири («in Sibiria orientali (Tilesius))». Лектотип (Лазьков, h. l.): «E Sibiria ... Tilesius» (LE!). *S. paucifolia* описан из Сибири («in Sibiria arcticae arenosis ad Oceanum glacialem (Pall. in herb. Willd., Sujev ex Pall.)»).

4. *S. jeniseensis* Willd. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. : 473; Poir. 1817, Encycl. Meth. Bot. Suppl. 5 : 154, «*jenisea*»; Bunge, 1835, Mém, Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 6, 2 : 544, «*jenisea*» cum auct. Steph.; Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 575, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — ? *S. viscaginoides* Hornem. 1819, Hort. Bot. Hafn. Suppl. 4 : 49; Otth, 1824, in DC. Prodr. 1 : 368. — *S. dasyphylla* Turcz. 1842, l. c.. : 577. — *S. jeniseensis* Willd. α. *vulgaris* Turcz. 1842, l. c. : 575, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — *S. jeniseensis* Willd. β. *intermedia* Turcz. 1842, l. c. : 575, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — *S. jeniseensis* Willd. γ. *parviflora* Turcz. 1842, l. c. : 575, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — *S. jeniseensis* Willd. δ. *setifolia* Turcz. 1842, l. c. : 576, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — *S. jeniseensis* Willd. ε. *latifolia* Turcz. 1842, l. c. : 576, «*jenissea*», cum auct. Steph. ex Bunge. — *S. foliosa* var. *mongolica* Maxim. 1889, Enum. pl. Mong. : 91. — *S. tuvinica* K. Sobol. 1953, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 1-2 (75-76) : 3. — *S. iche-bogdo* Grub. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 13. — *S. jeniseensis* Willd. subsp. *popovii* Zuev, 1990, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 95, 1 : 99. — *S. maximowicziana* Yu. Kozhevn. 1994, Раст. Центр. Азии, 11 : 78, таб. 9, рис. 1.

Описан из Сибири («in Sibiriae rupestribus ad Jeniseam fluvium»).

Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сиб.: Анг.-Саян., Даур., Лен.-Кол.; Дальн. Восток: Зее-Бур., Уссур.

Общее распространение: Сев. Монг. и Сев.-Вост. Китай.

Примечание. Вид сильно изменчив. Степень опушения листьев и стеблей варьирует в значительных пределах, в редких случаях опушена и чашечка. Опушенные и неопушенные растения не имеют изолированного ареала и часто встречаются совместно, поэтому данный признак не имеет таксономического значения. То же можно сказать и о цвете лепестков. Обычно цвет лепестков белый, но иногда по всему ареалу вида встречаются растения с фиолетовыми или красноватыми лепестками. Степные растения обладают более узкими листьями и малым их числом на цветоносных стеблях, более развитой злаковидной

дерновиной с многочисленными вегетативными укороченными побегами, густо покрытыми хорошо заметными остатками листьев, малоцветковым соцветием. Растения лесных полян имеют большое число пар (до 7) стеблевых более широких листьев, обычно многоцветковое соцветие, каудекс с малым количеством вегетативных укороченных побегов и слабо заметными остатками листьев. Между крайними формами имеются многочисленные переходы. Варьируют величины и отчасти форма чашечки, степень рассечения пластинки лепестка, величина привенчика и другие признаки.

*S. dasyphylla* описан из Сибири («in campis subalpinis ad fluvium Oka et torrentem Aladscheja»). Лектотип: «In campis ad ostium torrentis Aladczeja, 1834, Turcz.» (LE!). Синтип: «in arenosis ad fl. Oka 1836, Turczaninov» (LE!). *S. viscaginoides* описан по образцам из Даурии («in Davuria»), выращенным в ботаническом саду. *S. jeniseensis* α. *vulgaris* описан из Сибири («in rupibus umbrosis et in montosis herbosis satis communis e gr. Baicalem prope Listwenishnaja, ad pagum Alsak, etc.»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «in montosis lapidosis ad fl. Alsak, 1829, Turcz.» (LE!). *S. jeniseensis* δ. *setifolia* описан из Сибири («in lapidosis transbaicalensis siccioribus apricis atque in montosis copiossima». Лектотип (Лазьков, h. l.): «in lapidosis transbaicalensibus, 1829, Turcz.» (LE!). *S. jeniseensis* ε. *latifolia* описан из Сибири («in rupibus umbrosis ad fl. Irkut, in superiore ejus regione, nec non ad fl. Amur». Лектотип (Лазьков, h. l.): «in rupibus ad fl. Jrkut, 1830, Turcz.» (LE!). Синтип: «ad fl. Amur» (LE!). *S. jeniseensis* β. *intermedia* описана из Сибири («in campis Dahuriae»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «in montosis siccis Dahuria Nerczinensis, 1831, Turcz.» (LE!). *S. jeniseensis* γ. *parviflora* описан из Сибири («in campis Dahuriae»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «in montosis siccis Dahuria Nerczinensis, 1831, Turcz.» (LE!). *S. tuvinica* описан из Тувы. Тип: «Тувинская обл., хр. Монгун-Тайга, озеро Кызыл-Хоя-Холь, Толайлык, 50° 5′ с. ш. 90° 10′ в. д., выс. 2430 м, степь, 27—29 VII 1947, К. Соболевская» (LE!). *S. foliosa* var. *mongolica* описан из Китая. Тип: «Mongolia: Ордос, valle fl. Ulan-morin, 22 VIII 1884, G. N. Potanin» (LE!). *S. iche-bogdo* описан из Монголии. Тип: «Монгольская Народная Республика, Баян-Хонгорский аймак, Баян-Гоби сомон, хр. Ихе-Богдо-ула, юго-восточный склон, ущелье Нарин-Хуру-лет, восточный борт, на скалах, примерно 2900 м над ур. м., 28 VII 1948, N 6195, В. И. Грубов» (LE!). *S. jeniseensis* subsp. *popovii* описан из Сибири. Тип: «Читинская обл., Агинский р-н, с. Кункур, пижмовая степь, 25 VII 1996, А. Зарубин» (NS).

5. *S. ambigua* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 576. — *S. ambigua* Turcz. α. *major* Turcz. 1842, l. c. : 577. — *S. ambigua* Turcz. β. *odorata* Turcz. 1842, l. c. : 577.

Описан из Сибири («in pineto sabuloso ad fl. Barguzin (α. *major*); in arena mobile riparum insulae Olchon (β. *odorata*)»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «In sabulosis sylvaticis ad fl. Barguzin, 1834, Turcz.» (LE!).

Вост. Сибирь: Анг.-Саян («Оз. Байкал, западное побережье, 52° 40′ с. ш., бухта Берхен, № 672, 2 VII 1928, Н. Рассадина; там же, между 53° и 55° с. ш., оз. Хара-Нур, № 500, 28 VI 1928, В. Сукачев и др.; там же, Мал. Онгурен, № 907, 9 VII 1928, В. Сукачев; там же, падь Онгурен, № 1306, 19 VII 1928, В. Сукачев, Н. Брызжев; Иркутская губ., Верхоленский уезд, оз. Байкал, улус Бол. Онгуренский, № 756, 20 VII 1911, П. Александров; там же, Иркутский у., Песчаная бухта, Большая Колокольня, № 255, 13 VI 1915, И. Ларин; остров Ольхон, № 544, 18 VI 1914, Н. Тихомиров; там же, № 547, 8 VII 1914, он же; там же, № 548, 6 VII 1914, он же; там же, № 546, 3 VII 1914, он же; там же, № 545, 2 VII 1914, он же; там же, № 543, 30 VI 1914, он же; там же, № 642, 13 VII 1914, он же; там же, 25 VI 1951, И. Андреева; там же, 17 VIII 1914, В. Сукачев, Г. Поплавская; там же, № 1, 24 VI 1940, Л. Тюлин»); Даур. («Селенгинская Даурия, оз. Гусиное, № 935, 3 VI 1912, В. Смирнов; Иркутская губ., оз. Байкал, дер. Горемыка, скалы на мысу «Красный Яр», № 293, 25 VI 1928, В. Сукачев, Г. Поплавская; там же, мыс Лудар, № 51, 22 VI 1914, они же; там же, № 304, 27 VI 1914, они же; Забайкальская обл., Селенгинский у., дер. Нижне-Убукунская, № 1542, 21 VI 1915, В. Сукачев; там же, Баргузинский тракт, р. Селенга, окр. ст. Татаурово, № 2490, 7 VIII 1913, Г. Поплавская, М. Поплавский, Э. Дитмер; там же, окр. Г. Верхнеудинска, по Кяхтинскому тракту, № 471, 5 VI 1913, они же; там же, Верхняя Березовка, 20 VII 1927, Т. Солохин: там же, Верхнеудинский у., Читинский тракт, окр. почт. ст. Золотухино, падь Нарын-Шибаре, № 722, 16 VI 1913, они же; там же, № 739, VI 1913, Г. Поплавская, М. Поплавский, Э. Дитмер; там же, № 705, 15 VI 1913, они же; там же, падь Дабатый, № 829, 20 VI 1913, они же; там же, гора Саган-Ходы, № 793, 17 VI 1913, они же; там же, левый берег р. Уды, № 943, 22 VI 1913, они же; там же, в окр. ж.-д. ст. Онохой, № 883, 20 VI 1913, они же; там же, № 884, 20 VI 1913, они же; там же, в пади Онохой, № 1183, 27 VI 1913, Г. Поплавская; там же, Верхнеудинск, VII, С. Щукин; там же, 22 VI 1901, В. Липский; там же, Анинский Дацан, VII 1890,

Д. Клеменц; там же, нижнее течение р. Тугнуя, 1 VII—15 VIII 1910, Е. Трофимова; там же, Баргузинский уезд, остров Бол. Ушканий, № 217, 23 VI 1916, И. Ларин, Г. Каневский; там же, № 727, 7 VIII 1914, В. Сукачев; там же, п-ов Святой Нос, № 901, 20 VI 1916, И. Ларин, Г. Каневский; там же, окр. уроч. „Кладовая" (около с. Душелан), № 345, 2 VI 1911, М. Короткий, П. Николаев; там же, № 274, 30 V 1911, они же; там же, склон Ниж. Куйтуна к р. Баргузину, № 946, 23 VIII 1911, те же; там же, окр. Баргузина, Лысая гора, 31 VII 1940, Л. Тюлина; там же, № 72, 7 VII 1914, В. Сукачев; там же, окр. дер. Суво, № 433, 6 VI 1911, М. Короткий, П. Николаев; Бурятская АССР, Баргузинский хр., дол. р. Аллы, 17 VII 1963, В. Сипливинский; берег р. Карчи, № 1769, 8 VIII 1905, И. Крюков»); Лен.-Кол. («Северо-западный берег Байкала, у села Байкальское, 30 VI 1956, Л. Тюлина; басс. р. Верхней Ангары, окр. дер. Ченчи, № 357, 28 VI 1912, В. Сукачев, Г. Поплавская; там же, № 388, 24 VI 1912, они же; там же, гора Кирен, № 636, 1912, они же; там же, № 635, 9 VII 1912, они же; там же, № 1064, VII 1912, они же; там же, № 1545, 19 VIII 1912, они же; там же, окрестности с. Верхне-Ангарского, № 197, 1 VII 1912, Н. Шипчинский; там же, № 213, 1 VII 1912, он же; там же, гора Кадаун, № 213, 1 VII 1912, он же»).

Общее распространение: эндемик.

Прнмечание. От *S. jeniseensis* отличается только клейкнмн в верхней частн стеблями. Однако имеет, по-видимому, изолированный ареал, ограниченный прилегающими к оз. Байкал горамн и островами на озере; лнщь на юго-западной оконечности оз. Байкал (хребты Прнморскнй и Хамар-Дабан) встречается обычный *S. jeniseensis*.

*S. ambigua* β. *odorata* описан из Сибнри. Лектотип (Лазьков, h. l.): «In arenis insula Olchon, 1834, Turcz.» (LE!).

6. *S. oliganthella* Nakai, 1939, Journ. Jap. Bot. 15, 9 : 4; Fl. Coreana, 1974, 2 : 160, fig. 145. — *S. jeniseensis* var. *oliganthella* (Nakai) Y. C. Chu, 1975, in Fl. Plant. Herb. Chinae bor.-or. 3 : 71 (n. v.). — *S. paucifolia* auct. non Ledeb.: Nakai, 1918, Bot. Mag. (Tokyo), 32 : 32, p. p., excl. syn., quoad pl. Korean. et descr.

Описан из Кореи («Prov. Kannan: in herbidis Fuseenkogen, N 15423, 16 VIII 1935, T. Nakai (typus fructus)»; «in monte Syazituho 2400 m, N 15424, 18 VIII 1935, T. Nakai (typus florum)»).

Дальн. Восток: Уссур. («Посьетский район, подъем на „Синий Утес", на обнаженных скалах, 26 VII 1926, А. Саверкин; там же, на верхней очень крутой части восточного склона, у подножия обращенной к востоку высокой, почти отвесной скалы, между камнями среди редких кустарников, разбросано небольшими группами на тонком слое перемешанного с щебнем перегноя, 27 VII 1926, И. Попова»).

Общее распространение: Сев.-Вост. Китай, Корея.

Примечание. **Новый для флоры России вид.** Ранее определялся как *S. foliosa* или *S. jeniseensis*. От первого вида отличается менее многочнсленными парами линейных (а ие ланцетных) лнстьев, а от второго — рыхлым соцветием и более длинными цветоножкамн. Подобные образцы обнаружены по материалам гербарня LE с прилегающей территории Китая («Хэйлунцзяиская пров., уезд Шанчжи, гора Дагокушань, луг в лесу, N 72, 15 VII 1951, Chu Yu-chang, Li Tsing-tao, Б. Скворцов; там же, район Вэйхэ, гора Датудинцза, скалы на вершние горы, № 1546, 25 VIII 1953, Wang Kuang-cheng»).

7. *S. stenophylla* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 306.

Описан из Сибири («in Sibiria (Tilesius)»). Лектотип (Лазьков, h. l.): «E Sibiria... Tilesius» (LE!).

Арктика: Аркт. Сиб.; Чук.; Анад.; Вост. Сибирь: Лен.-Кол.; Дальн. Восток: Охот., Зее-Бур., Сах.

Общее распространение: эндемик.

8. *S. tokachiensis* Kadota, 1994, Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 27 : 64, fig. 1. — ? *S. fasciculata* Nakai, 1915, Feddes Repert. 13 : 269. — *S. stenophylla* auct. non Ledeb.: Шишк., 1936, Фл. СССР, 6 : 627, p. p.; Безделева, 1996, Сосуд. раст. советск. Дальн. Вост. 8 : 105, p. p.

Описан из Японии (о-в Хоккайдо). Тип: «Tokachi Subpref., Kato-gun, Kamishihoro, the Ishikari Mountain Range, Mt. Nipesotsuyama, at summit area at an elevation

of 2100 m. growing among rock crevices on south-facing steep gully, N 12730, 4 VIII 1985, Y. Kadota et K. Midoricawa» (TNS, iso — TI).

Дальн. Восток: Уссур. («Средний Сихотэ-Алинь, верховья р. Такемы, гора Шайтан, 45° 50′ с. ш., влажная нагорная тундра, № 92, 14 VIII 1937, Б. Колесников; Южн. Сихотэ-Алинь, сев.-зап. склон вершины Облачной сопки, каменистые россыпи, высота 1800 м над ур. м., № 1563, s. d., П. и К. Куркины; там же, на гольцах, высота 1850 м над ур. м., 31 VII 1965, Н. Павлова; там же, южные склоны предгорий (1500—1650 м над ур. м.), фрагменты кедрового стланика и каменистой тундры, 31 VII 1976, А. Нечаев; там же, № 22, 28 VII 1973, О. Журба; там же, Сихотэ-Алиньский заповедник, гора Острая, южный склон, № 15, 29 VII 1983, И. Флягина; там же, гора Снежная, каменистый склон, высота 1500 м над ур. м. голец, № 747, 14 VII 1930, И. Шишкин»).

Общее распространение: ? Корея, ? Китай, Япония.

Примечание. **Новый для флоры России вид.** От *S. stenophylla* Ledeb. отличается преимущественно отсутствием чешуевидных остатков на каудексе и обычно клейкими стеблями. Возможно, ранее был описан из Кореи («Quelpaert: in arenosis Hallaisan 2000 m. 25 VIII 1911, N 5422, Taquet; ibidem, VIII 1912, N 56, T. Ishidoia») как *S. fasciculata* Nakai.

9. *S. foliosa* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 53. — *S. tatarica* β. *foliosa* (Maxim.) Regel, 1861, в Маак, Путешеств. по дол. р. Уссури (Фл. Уссур.) : 28.

Описан с Дальнего Востока. Лектотип (Грубов, 1957, in sched. herb. LE; Лазьков, h. l.): «Amur, unterhalb Pyreenga, an Felsen häufig, 28 VII 1855, Maximovicz» (LE!). Синтип: «Amur, Ssisa, an Felsen häufig, 28 VII 1855, Maximovicz» (LE!).

Дальн. Восток: Уссур.

Общее распространение: Китай, Корея.

10. *S. macrostyla* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 54. — *S. foliosa* β. *macrostyla* (Maxim.) Rohrb. 1870, Linnaea, 36 : 683.

Описан с Дальнего Востока. Лектотип (Грубов, 1957, in sched. herb. LE; Безделева, 1996 : 105): «Ussuri, Nor, an trocknen Abhangen häufig, 12 VIII 1855, Maximovicz» (LE!). Синтип: «Ussuri ... Aua ... 9 VIII 1855, Maximovicz» (LE!).

Дальн. Восток: Зее-Бур., Уссур.

Общее распространение: Китай, Корея.

Ранее секция *Graminiformes* входила в состав сборной секции *Chloranthae* (Rohrb.) Schischk. В дальнейшем из последней были выделены секции *Graminiformes* и *Tataricae* Chowdhuri. При ревизии секции *Graminiformes* нами исследовались все виды, входившие в состав сборной группы *Chloranthae*. При этом виды *S. macrostyla* и *S. foliosa* были перенесены из секции *Tataricae* в секцию *Graminiformes*. Кроме того, мы обратили внимание на вид *S. koreana* Kom., который продолжает оставаться в составе секции *Chloranthae*, но по своим признакам не соответствует ни *Chloranthae* s. str., ни секциям *Graminiformes* и *Tataricae*. В отличие от многолетних представителей этих секций *S. koreana* имеет двулетний цикл развития: в первый год развивается листовая розетка, а во второй — цветоносный стебель. Пластинка лепестка у него лишь слегка, до 1/4 длины надрезана, тогда как у видов секции *Chloranthae* она разделена почти до основания, а у представителей секций *Graminiformes* и *Tataricae* — до 1/2—2/3 длины. Поэтому считаю необходимым выделить его в особую секцию.

**Sectio Koreanae Lazkov sect. nov.** — Plantae biennes. Caules erecti, inferne pubescentes, superne ramosi, glabrescentes, viscidi. Folia rosularia lineari-spathulata. Folia caulina lineari-lanceolata vel lanceolata, subsessilia, breviter pubescentia vel subglabra, in axillis ramulis abbreviatis sterilibus praedita. Inflorescentia paniculata, flores longipedicellati in cymulis paucifloris in axillis foliorum dispositi. Calyx membranaceus tubuloso-campanulatus. Lamina petali ad 1/4 emarginata, ungues ciliolati. Filamenta glabra. Carpophorum pubescens. Capsula ovoidea. Semina reniformia, dorso canaliculata.

Typus: *S. koreana* Kom.
Растения двулетние. Стебли прямые, снизу опушенные, в верхней части ветвистые. голые, клейкие. Розеточные листья линейно-лопатчатые. Стеблевые листья линейно-ланцетные или ланцетные, почти сидячие, коротко опушенные или почти голые, в пазухах с укороченными стерильными побегами. Соцветие метельчатое, цветки на длинных цветоножках в немногоцветковых полузонтиках, расположенных в пазухах листьев. Чашечка перепончатая, трубчато-колокольчатая. Пластинка лепестка до 1/4 длины выемчатая, ноготки реснитчатые. Тычиночные нити голые. Карпофор опушенный. Коробочка яйцевидная. Семена почковидные, по спинке канальчатые.
Тип: *S. koreana* Kom.

Исследование осуществлялось при финансовой поддержке подпрограммы «Биоразнообразие».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Безделева Т. А.* Род Смолевка — *Silene* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 102—110.
*Кожевников Ю. П.* Критические заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л., 1985. Т. 22. С. 95—114.
*Кожевников Ю. П.* Сем. *Caryophyllaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. СПб., 1994. Вып. 11. С. 13—116.
*Лазьков Г. А.* Критические заметки о роде *Silene* (*Caryophyllaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 108—111.
*Bunge A. A.* Verzeichniss der im Jahre 1832 im Ostlichen Theile des Altai-Gebirges Gesammelten Pflanzen. Ein Supplement zur flora Altaica // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 6. 1835. T. 2. C. 523—608.
*Rohrbach P.* Monographie der Gattung *Silene.* Leipzig, 1868. 249 p.
*Williams F. N.* A revision of the genus *Silene* Linn. // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1896. Vol. 32. P. 1—196.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 III 1998

---

УДК 582.948.2

Бот. журн., 1988 г., т. 83, № 10

© О. Д. Никифорова

# НОВЫЙ ВИД РОДА *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

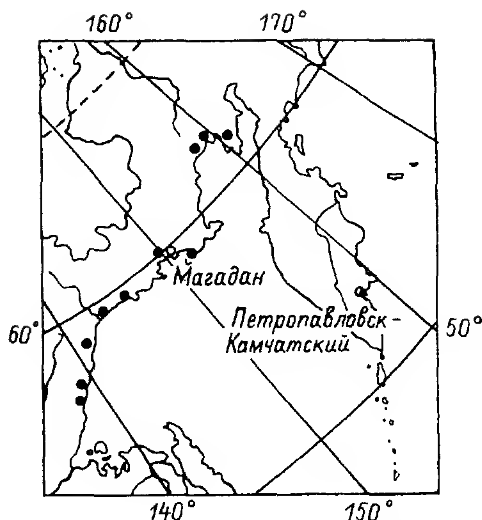
O. D. NIKIFOROVA. A NEV SPECIES OF THE GENUS *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*) FROM THE FAR EAST

С побережья Охотского моря описан новый для науки вид *Myosotis ochotensis.*

В результате критической обработки гербарных материалов по роду *Myosotis* L. с Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, было установлено, что на побережье Охотского моря произрастает новый для науки вид.

**Myosotis ochotensis O. D. Nikif. sp. nov.**—Plantae perennes tenerae haud caespitosae, 25—40 cm altae. Rhizoma longum repens incrassatum. Caules 1—3 (4), vegetatione abeunte praecipue firmi, ascendentes, apice cernui, pilis patentibus et semiappressis tecti. Folia radicalia pauca, breviter vel longe petiolata, late elliptica vel orbiculari-ovata, caulina amplexicaulia, cauli appressa longa lanceolata vel late linearia apice obtusa, utrinque

Рис. 1. Ареал *Myosotis ochotensis.*




breviter pilosa. Inflorescentia cernua laxa, post anthesin subelongata, caule 4 plo grevior. Calyx florifer ca 4 mm longus, fructifer ad 6—7 mm longus, vix ultra medium in dentes acute triangulares fissus, vegetatione abeunte nervo manifesto notatus, pilis longis restis, basi patentibus falciformibus dense vestitus. Corolla cyanea, limbo 7—8 mm in diam., lobis magnis rotundatis. Pedicelli fructiferi breves 3—4 mm longi, oblique ascendentes, pilis rectis vestiti. Stylus calyce brevior. Eremi late ovoidei, apice late alati, ca 1.5 mm longi, ecarinati; areola elliptica, canaliculis lateralibus.

Typus: «Ochotzk, Walront» (LE).

Affinitas. Species eis seriei *Alpestres* T. N. Pop., *M. imitatae* Serg. praecipue affinis, a quibus foliis amplexicaulibus longis, rhizomate repente longo, caules paucos ascedenteus emittente distinguitur; notis supra indicatis *M. sylvaticam* Ehrh. ex Hoffm. in mentem revocat, a qua calyce pilis hamatis destituto differt. Ob calycis forman et pubescentiam necnon eremorum structuram *M. imitatae* cimilis est.

Многолетние нежные недерновинные растения, 25—40 см выс. Корневище длинное, ползучее, утолщенное. Стебли в числе 1—3 (4), крепкие, особенно к концу вегетации, восходящие, на верхушке поникшие, опушенные оттопыренными и полуприжатыми волосками. Прикорневые листья немногочисленные, коротко- или длинночерешковые, широкоэллиптические или округло-яйцевидные. Стеблевые листья стеблеобъемлющие, с обеих сторон опушенные короткими волосками, ланцетные или широколинейные, на верхушке притупленные. Соцветие поникающее, рыхлое, к концу цветения незначительно (до 1/4 длины стебля) удлиняющееся. Чашечка в период цветения около 4 мм дл., при плодах до 6—7 мм дл., с резко выраженной жилкой, более чем на половину надрезанная на остроугольные зубцы, густо опушенная длинными прямыми волосками, у основания — оттопыренными серповидными. Венчик синий, отгиб 7—8 мм в диам., с крупными округлыми лопастями. Плодонож-

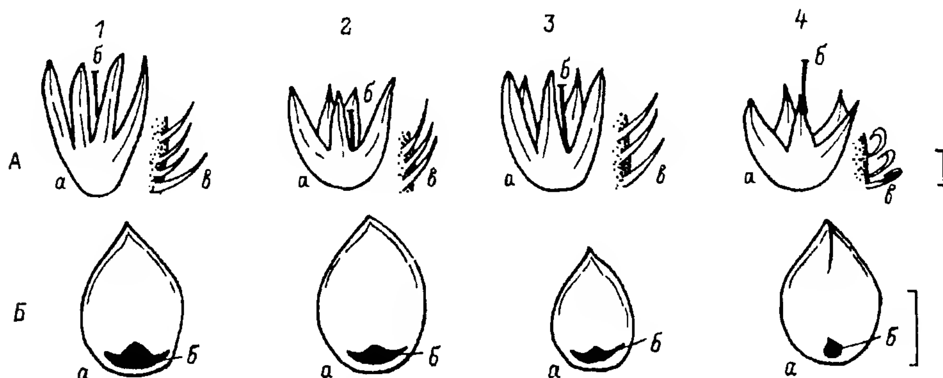



Рис. 2. Морфологические особенности *Myosotis ochotensis* (*1*), *M. alpestris* (2), *M. imitata* (*3*), *M. sylvatica* (*4*).

*А* — форма и характер опушения чашечки: *а* — чашечка, *б* — столбик, *в* — форма волосков чашечки; *Б* — эремы: *а* — форма и размеры эремы, *б* — форма ареолы. Масштабные линейки: *А*, *Б* — 1 мм.

ки короткие, 3—4 мм дл., косо вверх направленные, опушенные прямыми волосками. Столбик короче чашечки. Эремы около 1.5 мм дл., широкояйцевидные, с широким крылом на верхушке, без киля; ареола эллиптическая с боковыми канальцами.

Тип: «Охотск, Вальронд» (LE).

Родство. Родствен видам ряда *Alpestres* T. N. Pop., особенно *M. imitata* Serg., отличается от них длинными стеблеобъемлющими листьями и длинным ползучим корневищем, от которого отходят немногочисленные восходящие стебли. По названным признакам схож с *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm., от которого отличается отсутствием на чашечке крючковатых волосков. По форме и опушению чашечки, строению эрем близок к *M. imitata*.

Встречается на сопках и в урочищах, на хорошо дренированных почвах.

Распространение. Побережье Охотского моря: берег залива Аян; порт Аян; Тауйская губа; Ейринейская губа; о-в Ольский; п-ов Кони; устье р. Ульи; долина р. Уй (рис. 1).

*M. ochotensis* имеет мезофильный облик и длинное ползучее корневище, что характерно для видов родства *M. sylvatica*, поэтому в гербарных коллекциях *M. ochotensis* иногда встречается под названием *M. sylvatica*. Однако *M. ochotensis* находится в тесном родстве с видами группы *M. alpestris* F. W. Schmidt, особенно с широко распространенным в Сибири и на Дальнем Востоке лесостепным видом *M. imitata*. На рис. 2 показаны морфологические особенности *M. ochotensis* и других сравниваемых видов: *M. alpestris, M. imitata* и *M. sylvatica*.

У видов родства *M. alpestris* столбик короче чашечки или в крайнем случае равен ей. На зубцах чашечки резко выражена срединная жилка, опушение составляют многочисленные длинные прямые и серповидные волоски. Ареолы (площадки прикрепления семени) у вышеназванных видов эллиптические и имеют глубокие боковые канальцы. У *M. sylvatica* и других видов его родства столбик значительно длиннее чашечки, на зубцах чашечки срединная жилка выражена слабо, опушение состоит из коротких прямых и длинных крючковатых волосков; ареола округлая без боковых канальцев.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 18 III 1997

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470) : 582.26

© С. И. Генкал, И. В. Макарова, А. А. Гончаров

## НОВЫЕ ДЛЯ ВОДОЕМОВ РОССИИ ВИДЫ ЦЕНТРИЧЕСКИХ ДИАТОМОВЫХ (*CENTROPHYCEAE, BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, I. V. MAKAROVA, A. A. GONCHAROV. CENTRIC DIATOM SPECIES (*CENTROPHYCEAE, BACILLARIOPHYTA*) NEW FOR THE WATERBODIES OF RUSSIA

По результатам электронно-микроскопического изучения фитопланктона Приморского водохранилища (Дальний Восток) приведено описание новых для флоры России видов центрических диатомовых — *Cyclotella asterocostata, Thalassiosira* cf. *hasleae, Cyclotubicoalitus undatus.*

Приморское водохранилище является охладителем тепловой электростанции и расположено на севере Приморского края в районе пос. Лучегорск в бассейне р. Бикин. Водохранилище наливного типа, для его наполнения в 1974 г. были использованы воды р. Контровод. Площадь водохранилища 10.43 км$^2$, длина 7 км, ширина 3 км, средняя глубина 4.2 м. Берега водоема интенсивно зарастают высшей водной растительностью (Гончаров, 1996). Вода водохранилища слабо минерализована и отличается высоким содержанием сульфат-ионов, летом pH повышается до 8—8.5 (Гончаров, 1996).

### Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные А. А. Гончаровым в 1991 (май—сентябрь) и 1992 (март, ноябрь) гг.

Освобождение водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Для исследования диатомей использовали трансмиссионный H-300 (ТЭМ) и сканирующий JSM-25S (СЭМ) электронные микроскопы.

### Результаты и их обсуждение

При изучении проб фитопланктона Приморского водохранилища нами были обнаружены новые для флоры России виды диатомовых водорослей, которые были наиболее обильны в сентябрьской пробе. Их описание приводится ниже.

*Cyclotella asterocostata* Lin, Xie et Cai (табл. I, II). Клетки низко цилиндрические. Створки круглые с выпуклой или вогнутой центральной частью, 15—38.5 мкм в диам. Створки с выпуклой центральной частью в центре слегка вогнутые, а с вогнутой — выпуклые. В центральной части створки расположены короткие радиальные ареолярные штрихи, 8—12 в 10 мкм, которые не доходят до центра и отделены от периферической зоны створки гиалиновой зоной, иногда они отсутствуют. В периферической зоне расположены альвеолярные штрихи, 9—12 в 10 мкм. Краевые выросты с опорами, 3.5—5 в 10 мкм, расположены на границе лицевой части с загибом створки, с внешней стороны имеют вид заметной трубки, 1.4—2.5 мкм, а с внутренней в виде короткой трубки с 2 опорами, расположены на коротких интерштрихах. Двугубый вырост один, расположен у основания двух интерштрихов ближе

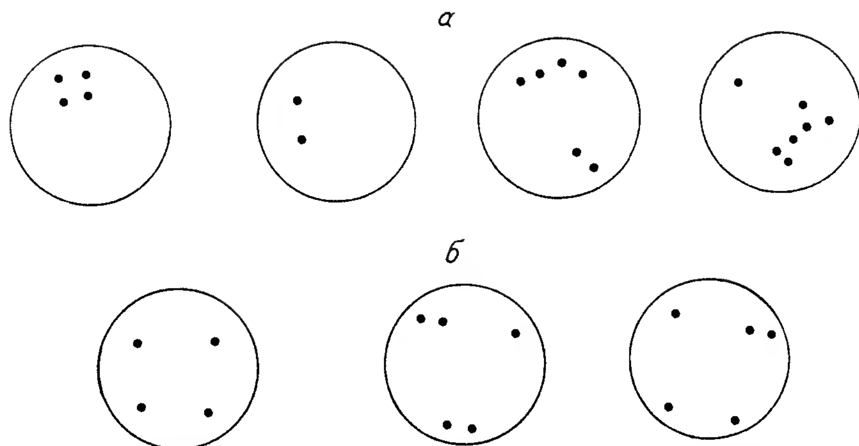



Схема расположения выростов с опорами на створках *Thalassiosira haslea*.
*а* — по: Cassie, Dempsey, 1980; *б* — у приморской популяции.

к краю загиба, чем краевые выросты. С внешней поверхности он также имеет вид трубки, а с внутренней — уплощенной трубки с щелью, ориентация которой варьирует от радиальной до тангентальной к краю створки.

*C. asterocostata* был описан по материалам из Китая (Xie et al., 1985), последующие исследования этого вида также базировались на материале из этой страны (Houk, 1992). По данным H. Houk (1992), хлоропласты многочисленные, париетальные, дисковидные, клетки одиночные, наблюдались гетеростворчатые панцири и инициальные клетки; размеры створок варьируют от 10 до 40 мкм, число штрихов в 10 мкм — от 11 до 12, а число штрихов в розетке в центре створки — от 7 до 9 в 10 мкм. Интересно отметить, что в китайском материале наружная трубка у двугубого выроста отсутствует, а имеется лишь небольшое отверстие, хотя местоположение выроста и строение его внутренней части совпадают с таковыми у приморской популяции.

*C. asterocostata* принадлежит к кругу форм «stelligera» и по общему абрису створки сходен с *C. stelligera* Cleve et Grun. и *C. pseudostelligera* Hust., однако от первого вида отличается наличием наружных трубочек у краевых выростов с опорами. Таковые имеются у *C. pseudostelligera*, однако последний вид хорошо отличается от *C. asterocostata* по диаметру створки и числу штрихов в 10 мкм. Кроме этого, у *C. asterocostata* внутренняя часть двугубого выроста хорошо развита в отличие от *C. stelligera* и *C. pseudostelligera*, у которых она обычно такого же размера, как трубка краевого выроста с опорами (Генкал, 1992).

*Thalassiosira* cf. *hasleae* Cassie et Dempsey (табл. III). Створки круглые, плоские или слегка вогнутые в центре, 13—25.5 мкм в диам. Загиб низкий, с 2—3 рядами мелких вытянутых ареол, 28—36 в 10 мкм. Край загиба гиалиновый. Ареолы в радиальных слегка изогнутых рядах, 16—24 в 10 мкм, близ центра створки ареолы мельче и нерегулярно расположены, форамены округлые или гексагональные. На поверхности створки между центром и краем расположено 4—5 выростов с 4 сопутствующими порами. На границе лицевой части створки и загиба по волновой линии располагаются краевые выросты с 4 опорами, 8—12 в 10 мкм. С внешней стороны они имеют вид трубочек, направленных под разными углами. В кольце краевых выростов с опорами напротив друг друга располагаются два двугубых выроста.

*T. haslea* был описан из небольших пресных закисленных прудов Новой Зеландии (Cassie, Dempsey, 1980). По диагнозу диаметр створки варьировал от 8 до 20 мкм, число ареол 24—36 в 10 мкм, число краевых выростов с опорами 12—14 в 10 мкм. Эксцентричные выросты с опорами варьируют в числе и положении их на створке,

образуя обычно две группы, причем иногда одна группа выростов многочисленная, а вторая состоит всего из одного выроста (см. рисунок, *а*), но есть и другие типы расположения выростов. Число двугубых выростов варьировало от 1 до 2. Форма из приморского водохранилища отличается от новозеландской бо́льшим диаметром створки, меньшим числом ареол и краевых выростов с опорами в 10 мкм, а также расположением эксцентричных выростов на створке (см. рисунок, *б*).

*Cyclotubicoalitus undatus* Stoermer, Kociolek et Cody (табл. IV). Створки круглые, с эксцентрически слегка выпуклым или вогнутым центром, 14—19.2 мкм в диам. Загиб довольно низкий, 1—1.5 мкм, с вертикальными и вторично косо пересекающимися рядами ареол, 36 в 10 мкм. Ареолы на лицевой части створки расположены в радиальных рядах, 16—24 в 10 мкм, доходящих почти до центра и чередующихся с короткими рядами, образующими слабовыраженные пучки. Центр гиалиновый, с несколькими ареолами. Центральные выросты с опорами отсутствуют. Краевые выросты с опорами, 3.5—5 в 10 мкм (27—32 на створке), расположены на границе лицевой части створки и загиба, с внешней стороны они сплавлены с более крупными трубками замкнутых выростов, а с внутренней имеют вид коротких трубочек с 2 сопутствующими порами. Над каждым замкнутым выростом имеется небольшая гиалиновая зона. В кольце этих выростов имеется один двугубый вырост.

*C. undatus* в составе нового монотипного рода был описан недавно из евтрофного озера Эл (L Lake, Южная Каролина, юго-восточная часть Северной Америки), служащего водоемом-охладителем для ядерного реактора (Stoermer et al., 1990). По описанию авторов, створки имели диаметр 10.5—16 мкм, краевых выростов на створке 32—40 и один двугубый вырост.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Балонов И. М.* Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

*Генкал С. И.* Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 127 с.

*Гончаров А. А.* Водоросли водохранилища-охладителя Приморской ГРЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1996. 19 с.

*Cassie V., Dempsey G. P.* A new freshwater species of *Thalassiosira* from some small oxidation ponds in new Zealand, and its ultrastructure // Bacillaria. 1980. Vol. 3. P. 273—292.

*Houk H. Cyclotella asterocostata* Lin, Xie et Cai (*Bacillariophyceae*) — a little known stelligeroid *Cyclotella* species from China // Algological Studies. 1992. Vol. 67. P. 33—43.

*Stoermer E. F., Kociolek J. P., Cody W. Cyclotubicoalitus undatus,* genus et species nova // Diatom Research. 1990. Vol. 5. N 1. P. 171—177.

*Xie S., Lin B., Cai S.* Studies by means of LM and EM on a new species, *Cyclotella asterocostata* Lin, Xie et Cai // Acta phytotax. Sinica. 1985. Vol. 23. N 6. P. 473—475. In Chinese.

Институт биологии внутренних вод
им И. Д. Папанина РАН
Борок (Ярославская обл.)
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 XII 1997

## SUMMARY

The description of the species of centric diatoms new for the flora of *Bacillariophyta* in Russia (*Cyclotella asterocostata, Thalassiosira* cf. *haslea* and *Cyclotubicoalitus undatus*) is presented on the basis of electron microscope study of phytoplancton from the Primorsk reservoir.

---

УДК 581.9(571.16) : 582.33/.34 Бот журн., 1998 г., т. 83, № 1С

© Е. Я. Мульдияров, Е. Д. Лапшина

# НОВЫЕ ДЛЯ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ВИДЫ МОХООБРАЗНЫХ

E. Ya. MULDIYAROV, E. D. LAPSHINA. BRYOPHYTES NEW FOR FOREST ZONE OF WESTERN SIBERIA

Приведены сведения о местонахождении 7 видов печеночников и 7 видов листостебельных мхов, новых для территории лесной зоны Западной Сибири, об условиях их обитания, характере моховой дернины и сопутствующих видах.

Территория Западно-Сибирской равнины, за исключением ее арктической части, относится к одному из наиболее слабо изученных в бриологическом отношении регионов России. Работ, посвященных изучению бриофлоры лесной зоны Западной Сибири, мало, и сведения о мохообразных до недавнего времени носили большей частью отрывочный, неполный характер (Ивановский, 1913; Крылов, 1924; Короткевич, 1965; Косачева, 1974; Храмов, Валуцкий, 1977; Мульдияров, 1979). Своеобразным обобщением бриологических материалов, собранных авторами в ходе многолетних (1974—1989 гг.) геоботанических исследований в юго-восточной части Западной Сибири, явился «Определитель листостебельных мхов Томской области» (Мульдияров, 1990). Позднее были опубликованы новые данные о бриофитах, собранных на территории Новосибирской и Томской областей (Muldiyarov, Lapshina, 1995; Мульдияров и др., 1996), проведены бриофлористические исследования на территории заповедника «Малая Сосьва» (Дьяченко и др., 1995).

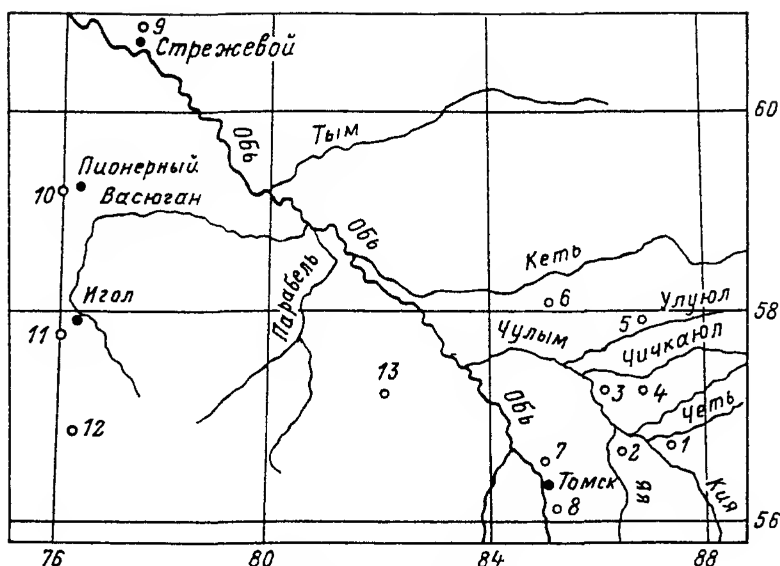
В настоящей работе приводятся сведения о 14 новых для лесной зоны Западной Сибири видах (7 печеночниках и 7 видах листостебельных мхов), выявленных в результате пересмотра старых и обработки новых коллекций мохообразных, собранных в ходе экспедиционных исследований (1995—1996 гг.) на территории Томской обл. (см. рисунок). Пункты сбора указаны цифрами:

*1* — болото Голубичное в пойме р. Четь;
*2* — болото Кагаши в пойме р. Яя;
*3* — окрестности с. Балагачево на р. Чулым;
*4* — с. Ново-Мариинка и пос. Орехово на Чулым-Чичкаюльском междуречье;
*5* — пос. Захарково на р. Улуюл и устье р. Чуйка, его правого притока;
*6* — пос. Ягодный на Кеть-Улуюльском междуречье;
*7* — окрестности г. Томска;
*8* — пос. Богашево на р. Басандайка и Ларинский заказник на р. Тугояковка, правых притоках р. Томь;
*9* — окрестности г. Стрежевой;
*10* — окрестности пос. Пионерный;
*11* — окрестности пос. Игол на р. Чертала, левом притоке р. Васюган;
*12* — Большое Васюганское болото в истоках р. Ум, правого притока р. Иртыш;
*13* — окрестности д. Полынянка на р. Бакчар.

Название печеночных мхов даны по сводке Н. А. Константиновой с соавт. (1992), листостебельных — по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992). При характеристике распространения видов мы опирались на схему районирования территории бывшего СССР, принятую этими авторами, по которой на территории России мы выделяем: европейскую часть, Арктику с подразделением ее на европейский, западно-сибирский, восточно-сибирский и берингийский секторы, Западную Сибирь, Южную Сибирь, Восточную Сибирь и Дальний Восток.

Все гербарные образцы приводимых ниже видов мохообразных собраны авторами статьи в Томской обл. и хранятся в лаборатории биогеоценологии НИИ биологии и биофизики при Томском университете.

*Cephalozia loitlesbergeri* Schiffn. *2*, лесное болото, на склонах кочек, чистая дернина, с периантиями, 7 VIII 1974; *4*, в смешанном лесу на основаниях стволов




Карта района исследования.
*1—13* — пункты нахождения мохообразных (объяснения в тексте).

деревьев, в дернине *Dicranum bonjeanii* вместе с *Blepharostoma trichophyllum,* 20 VI 1974. Определил K. Dierssen. Ранее вид указывался только для европейской части России, европейской и восточно-сибирской Арктики.

*Cephaloziella zubdentata* Warnst. ***6***, лесное болото, на кочках и гнилой древесине, вместе с *Barbilophozia lycopodioides, Crossogyna autumnalis, Lophozia ventricosa* и *Ptilidium pulcherrimum,* 23 VIII 1977, определил K. Dierssen; ***7***, в березовом лесу, на основаниях стволов деревьев в дернинах *Callicladium haldanianum* и *Orthodicranum montanum,* 30 V 1976, определил K. Dierssen; ***9***, в смешанном лесу на месте старой буровой скважины, на стенках амбара, в дернине *Sanionia uncinata* вместе с *Cephalozia pleniceps,* 5 VIII 1995; ***10***, на верховом болоте, на деградированных участках сфагновых кочек, в дернине *Mylia anomala* и *Sphagnum fuscum* вместе с *Cephaloziella elachista* и *Calypogeia sphagnicola,* 8 VIII 1996. Приводится также для европейской части России, Арктики, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

*Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees. ***11***, лесное болото, на гнилой древесине в смешанных дернинах с участием в разных сочетаниях *Plagiothecium denticulatum, Plagiomnium cuspidatum, Rhyzomnium pseudopunctatum, Blepharostoma trichophyllum, Leiocolea heterocolpos, Crossogyna autumnalis, Lepidozia reptans,* 14 VIII 1996, определил K. Dierssen; ***13***, лесное болото, на кочках и гнилой древесине, в чистых дернинах, а также вместе с *Crossogyna autumnalis, Tetraphis pellucida, Plagiothecium denticulatum, Lophocolea minor* и *Blepharostoma trichophyllum,* 20 VIII 1995. Ранее указывался только для европейской части России и Восточной Сибири.

*Leiocolea rutheana* (Limpr.) K. Muell. ***1***, березово-кочкарноосоковое болото, на кочках, в чистых дернинах, 4 VIII 1974; ***12***, кустарничково-хвощово-гипновое болото, на торфе, в чистых дернинах, 20 VIII 1996. Определил K. Dierssen. Ранее вид приводился только для севера европейской части России, Арктики и со знаком (?) для Дальнего Востока.

*Scapania degenii* Schiffn. ex K. Muell. ***6***, лесное болото в долине ручья, между кочками, в чистой дернине или в смеси с *Calliergon cordifolium* и *Cephalozia bicuspidata,* 23 VIII 1980. Определил K. Dierssen. Ранее отмечался для севера европейской части России, Арктики, Южной и Восточной Сибири и севера Дальнего Востока.

*S. mucronata* Buch. ***6***, лесное болото в долине ручья, на гнилой древесине вместе с *Lepidozia reptans* и *Cephalozia bicuspidata,* 23 VIII 1980. Определил K. Dierssen.

Ранее указывался для европейской части России, Южной Сибири и Дальнего Востока, а также для европейской, западно-сибирской и со знаком (?) для восточно-сибирской и берингийской Арктики.

*S. undulata* (L.) Dum. ***3***, заболоченный кедровый лес, на основаниях стволов, 23 VIII 1973; ***4***, темнохвойный лес в долине ручья, на загрязненной аллювием валежине, в чистой дернине, 20 VIII 1974; ***5***, березово-осоково-сфагновое болото, на кочках, в смеси с *Cephalozia bicuspidata, Chiloscyphus pallescens, Aulacomnium palustre,* 12 VIII 1976 и на песчаном береговом откосе р. Чуйка, в чистой дернине, 18 VIII 1876; ***6***, лесное болото, на гнилой древесине, 23 VIII 1980. Определил K. Dierssen. Ранее вид указывался для европейской части России, восточной и берингийской Арктики, севера Дальнего Востока и со знаком (?) для Южной Сибири.

*Didymodon icmadophyllus* (Schimp. ex C. Muell.) Saito. ***7***, нарушенные участки по берегам р. Томь и ее правого притока р. Ушайка, обычно в рыхлых дернинах вместе с другими пионерными видами, 21 VI 1977, 29 V 1987. Ранее указывался для северо-запада европейской части России, европейского, восточно-сибирского и берингийского секторов Арктики, Восточной и Южной Сибири.

*D. rigidulus* Hedw. ***7***, нарушенные участки вдоль р. Ушайка, 21 VI 1977; ***9***, городской парк г. Стрежевого, вдоль протоки Пасол, рыхлые дернины вместе с *Ceratodon purpureus.* Ранее приводился для европейской части России, Арктики, Восточной и Южной Сибири и юга Дальнего Востока.

*Heterocladium dimorphum* (Brid.) Schimp. in B. S. G. ***8***, пос. Богашево в 15 км к югу от Томска, в кедровом лесу, на выступающих корнях деревьев, 11 IX 1987; ***8***, Ларинский заказник в 40 км от Томска, в долине р. Тугояковки, в кедрово-пихтовом лесу, на выступающих корнях деревьев, обычно в тени, в рыхлых дерновинках, 3 IX 1995. Ранее упоминался только для европейской части России, европейского сектора Арктики, Южной Сибири и Дальнего Востока.

*Loeskypnum badium* (Hartm.) Paul. ***10***, кедрово-сосново-сфагновое болото, в понижениях между кочками, единично в дернинах *Sphagnum riparium* и *S. girgensohnii,* 12 VIII 1996; ***11***, Вилкинское болото в долине р. Чертала, рогозовые заросли по водотоку, единично в дернине *Drepanocladus aduncus* и *Calliergon cordifolium,* 16 VIII 1995. Ранее указывался для севера европейской части России, Арктики, Восточной и Южной Сибири, севера Дальнего Востока.

*Pohlia lescuriana* (Sull.) Grout. ***9***, сосново-кедровый лес, на вывороте корней дерева, со спорогонами, 4 VIII 1995; ***9***, на песчаной обваловке вокруг буровой скважины, чистые дернины с редкими спорогонами и среди *Ceratodon purpureus* и *Pohlia nutans,* 5 VIII 1995; ***9***, на обнаженной песчаной почве у паромной переправы через р. Обь, 6 VIII 1996. Ранее был отмечен для европейской части России, европейского, западно-сибирского и берингийского секторов Арктики, Восточной и Южной Сибири, в то время как для Западной Сибири приводился со знаком (?). Вероятно, имеет здесь более широкое распространение, но без спорогонов обычно пропускается при сборах.

*P. proligera* (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell. ***8***, обнажение скальных пород по р. Тугояковка, на влажном мелкоземе в затененных нишах, в рыхлых дернинах вместе с *Pogonatum urnigerum,* 3 IX 1995; ***10***, пойма р. Махня, левого притока р. Васюган, березово-кедровый заболоченный лес, на обнаженном сыром торфе и гнилой древесине, вместе с *Sanionia uncinata, Blepharostoma trichophyllum, Lepidozia reptans* и *Lophocolea heterophylla,* 11 VIII 1996. Ранее указывался для европейской части России, Арктики, Восточной и Южной Сибири, Дальнего Востока.

*Warnstorfia pseudostraminea* (C. Muell.) Tuom. et Kop. ***10***, старые зарастающие рогозом шламовые амбары на территории нефтяных месторождений, в чистых дернинах или в смеси с *Campylium polygamum, Drepanocladus aduncus, Leptodictyum riparium,* 9 VIII 1996, ***10***, старые разливы бурового раствора и нефти на верховом болоте, чистые дернины и в смеси с *Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Drepanocladus aduncus,* 11 VIII 1996. Ранее вид указывался лишь для северо-запада европейской части России и Арктики.

Большую помощь в определении печеночных мхов оказал профессор K. Dierssen (Биологический центр Кильского университета, Германия), за что мы выражаем ему свою глубокую признательность. Мы благодарны также М. С. Игнатову за уточнение и определение некоторых сомнительных видов листостебельных мхов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-50255).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Дьяченко А. П., Васина А. Л., Гаврилов М. И.* Бриофлора государственного заповедника Малая Сосьва // Acrtoa. 1995. Т. 5. С. 35—38.

*Ивановский В. А.* Список лиственных мхов из окрестностей г. Тобольска // Тр. Бот. музея Император. Акад. наук. 1913. Т. 10. С. 168—184.

*Игнатов М. С., Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1—2. С. 1—86.

*Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н.* Список печеночных и антоцеротовых на территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1—2. С. 87—127.

*Короткевич Л. С.* Печеночные мхи из окрестностей г. Тобольска // Новости сист. низш. раст. Л., 1965. Т. 2. С. 224—233.

*Косачева Л. А.* Листостебельные мхи Среднего Приобья // Новости сист. низш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 338—350.

*Крылов П. Н.* Материал к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. I. Листостебельные мхи. Томск, 1924. 48 с.

*Мульдияров Е. Я.* К характеристике бриофлоры Томского Причулымья // Новые данные о фауне и флоре Сибири. Томск, 1979. С. 156—166.

*Мульдияров Е. Я.* Определитель листостебельных мхов Томской области. Томск, 1990. 208 с.

*Мульдияров Е. Я., Пяк А. И., Эбель А. Л.* Новые для флоры Томской области виды мохообразных и сосудистых растений // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 90—93.

*Храмов А. А., Валуцкий В. И.* Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск, 1977. 220 с.

*Muldyarov E. Ya., Lapshina E. D.* The bryoflora characteristics of the Pichtovka area // Phytocoenosis. Vol. 3. (N. S.). Archivum Geobotanicum 2. Warszawa-Bialoweza, 1995. P. 95—98.

Томский
государственный университет

Получено 7 II 1997

## SUMMARY

The locations of 7 liverworts and 7 leafy mosses new for forest zone of Western Siberia are reported. The data on ecological conditions of sites, features of moss sod samples and accompanying species are included.

---

УДК 581.9(470.32) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© А. Я. Григорьевская

# НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ДЛЯ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО РАЙОНА РОССИИ

A. Ya. GRIGORYEVSKAYA. NEW AND RARE PLANTS FOR THE CENTRAL BLACK EARTH REGION (RUSSIA)

Приведены сведения о 21 новом для Центрально-Черноземного района виде растений.

В настоящем сообщении приводятся сведения о 21 виде растений, отмеченных впервые на территории Воронежской обл. и г. Воронежа и являющихся новыми как для Центрально-Черноземного региона (ЦЧР), так и для области. Названия таксонов даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995). В тех случаях, когда сборы сделаны автором, фамилия коллектора не приводится.

*Scabiosa isetensis* L. Кантемировский р-н, окр. с. Нижне-Белая, по днищу водопада мелового степного склона правобережья р. Овчиной, 17 VIII 1995. Определение подтвердил В. Н. Тихомиров.

В литературе нет указаний на распространение *S. isetensis* в ЦЧР и Воронежской обл. Мы обнаружили вид на меловых обнажениях, на задернованных склонах южных и юго-западных экспозиций до 5° крутизною.

*Rosa simplicidens* Dubovik. Кантемировский р-н, окр. с. Гормашевки, ур. Круглое, на ковыльном южном склоне с ожелезненным песчаником, 10 VII 1996. Определила И. О. Бузунова. Вид считался эндемиком Северного Приазовья (Дубовик, 1966), где обитает среди кустарников, на каменистых склонах (границы, известняки). Местообитания вида в Северном Приазовье на юге Воронежской обл. более или менее однотипны. Новое местонахождение позволяет проводить границу ареала намного севернее.

*Rosa pygmaea* Bieb. Россошанский р-н, 0.5 км южнее с. Семейки, ур. Сосны, на южном меловом склоне, 24 V 1990. Определила И. О. Бузунова.

Этот вид не числится в списках флоры ЦЧР (Маевский, 1964; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978). Он отмечается для Европы, Кавказа, Малой Азии (Юзепчук, 1941). Имеется в Крыму и является эндемичным восточно-причерноморским видом (Хржановский, 1958). Новое местонахождение позволяет проводить границу ареала значительно севернее.

*R. parviuscula* Chrshan. et Laseb. Кантемировский р-н, окр. с. Гормашевки, ур. Круглое, на ковыльном южном склоне с ожелезненным песчаником, 10 VII 1995. Определила И. О. Бузунова.

Распространен на юго-западе европейской части России (Хржановский, 1958). Новое местонахождение сдвигает границу ареала к северу.

*R. balsamica* Bess. Репьевский р-н, в 4 км юго-восточнее с. Новосолдатское, на злаковом меловом склоне, 10 VI 1989. Определила И. О. Бузунова. Известно как очень редкое для Воронежской обл. растение (Маевский, 1964), а в Подгоренском и Кантемировском районах той же области отмечается Н. С. Камышевым (1978). Встречается в Восточной Европе и ареалогически еще не изучен (Хржановский, 1958).

*Dianthus leptapetalus* Willd. Каменский р-н, лог южной окраины с. Кирьяновки, на меловом задернованном склоне в грудницево-ковыльном сообществе, единично, 12 VII 1989. Определение подтвердил В. Н. Тихомиров. Фитоценотическая обстановка характеризуется обилием *Stipa ucrainica* P. Smirn. (покрытие до 15 %), *Crinitaria villosa* (L.) Grossh. (покрытие до 20 %), отмечены *Carex humilis* Leyss., *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronov, *Iris pineticola* Klok., *Salvia aethiopis* L., *Thymus cretaceus* Klok. et Shost. и др.

*Dianthus leptapetalus* растет в более южных регионах на каменистых склонах вплоть до Закавказья. Новое местонахождение значительно расширяет ареал к северу.

*D. pratensis* Bieb. Таловский р-н, окр. с. Верхняя Тишанка, левобережная пойма р. Битюг, на окраине прируслового вала опушки пойменной дубравы, 17 VII 1994.

Вид приводится для Волгоградской и более южных областей (Маевский, 1964).

*Fritillaria imperialis* L. Лискинский р-н, окр. г. Лисок, на лугу за железнодорожным мостом, 9 IV 1990, 12 V 1991. Определение подтвердил Н. Н. Цвелев. Единично.

Для территории ЦЧР во «Флоре средней полосы...» (Маевский, 1964) этот вид не приводится, а З. Т. Артюшенко (1979) указывает его как культивируемое.

*Festuca wolgensis* P. Smirn. Богучарский р-н, Хрипунская степь, в ковыльном сообществе, 8 VIII 1988. Определение подтвердил В. Н. Тихомиров. Вид приводится для Жигулевских гор (Маевский, 1964), для Европы и Западной Сибири (Цвелев, 1974, 1976).

*Heracleum sosnowskyi* Manden. Острогожский р-н, у автозаправочной станции, на обочине дороги и рядом на крутом склоне, 22 V 1990; г. Воронеж, за стадионом «Динамо», на пустыре, 16 VII 1992. Заносное.

*Trachomitum sarmatiense* Woodson. Хохольский р-н, с. Костенки, археологический музей-заповедник, на юго-восточном задернованном меловом склоне, 14 VIII 1995, Ю. А. Нестеров. Определение подтвердил Н. Н. Цвелев.

Во «Флоре Средней полосы...» (Маевский, 1964) говорится о распространении вида в более южных регионах, чем ЦЧР. Сведения Е. Г. Победимовой (1978) о произрастании *T. sarmatiense* на болотистых лугах, солонцеватых песчаных местах находятся в полном противоречии с нашими. Здесь он растет на площади около 0.5 га верхней части юго-восточного склона крутизною до 7° с карбонатно-черноземной почвой. Можно отметить натурализацию данного заносного растения.

*Sedum stoloniferum* S. G. Gmel. Г. Воронеж, окр. с. Подгорное на юго-западном остепненном склоне обрыва террасы крутизною до 25°, с почвой супесчаного типа, 25 VI 1996, В. Н. Двуреченский. Определил В. В. Бялт.

По-видимому, натурализовавшийся заносный вид.

*Perilla nankinensis* (Lour.) Decne. Г. Воронеж, на газоне, 8 VII 1996. Определил Н. С. Раков.

Это декоративное эфиромасличное восточноазиатское растение образует заросли и возобновляется на территории города. Имеются сведения о его натурализации (Цвелев, Бочкин, 1992). Заносный вид.

*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski. Г. Воронеж, на рекультивированном газоне, 15 VII 1992. Определение подтвердил В. Н. Тихомиров.

Вид имеет широкий европейско-сибирско-азиатский ареал (Цвелев, 1976), а в г. Воронеже является заносным. Имеется указание (Камышев, 1978) о спорадической встречаемости вида на юго-востоке Воронежской обл.

*Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. Г. Воронеж, внутриквартальное озеленение, на газоне, 5 VII 1996. Определение подтвердил Н. Н. Цвелев.

Этот восточно-азиатский вид широко используется в г. Воронеже как плодовая и декоративная культура.

*Campanula spryginii* Sakson. et Tsvel. (*C. rapunculoides* L. × *C. bononiensis* L.). Г. Воронеж, на газоне, 8 VII 1996. Определил Н. Н. Цвелев.

Отмечается спорадически в городских экосистемах. Особи популяции данного гибридного вида отвечают диагнозу описания Н. Н. Цвелева, С. В. Саксонова (1994).

*Epilobium pseudorubescens* A. Skvorts. Г. Воронеж, на газоне, 10 VII 1995. Определил А. К. Скворцов.

Североамериканский пришелец, в городских экосистемах встречается спорадически по мусорным и нарушенным местообитаниям.

*Impatiens glandulifera* Royle. Г. Воронеж, пойма водохранилища, 19 VII 1996. Определение подтвердил Н. Н. Цвелев.

По наблюдениям Н. Ю. Хлызовой (личное сообщение), встречается в пойме водохранилища в окр. с. Чертовицкое. Натурализуется на территории Воронежского

государственного биосферного заповедника (Стародубцева, 1995). Растение активно занимает городские мусорные влажные местообитания.

*Chenopodium acerifolium* Andrz. Г. Воронеж, на пустыре, 2 VII 1996. Определили Н. Н. Цвелев, В. Г. Папченков.

Встречается на пустырях, свалках, мусорниках, обочинах дорог, сухих аллювиальных местах берега водохранилища. Для Воронежа Н. С. Камышевым (1978), Н. С. Камышевым, К. Ф. Хмелевым (1976) приведен широкораспространенный вид *C. album* L., однако *C. acerifolium* Andrz. имеет свои отличительные признаки от *C. album* L. (Мосякин, 1996).

*C. acuminatum* Willd. Г. Воронеж, на газоне, 2 VII 1996. Определили Н. Н. Цвелев, В. Г. Папченков.

Встречается на тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

*C. strictum* Roth. Г. Воронеж, на пустыре, 2 VII 1996. Определили Н. Н. Цвелев, В. Г. Папченков.

Камышевым (1978) указывается приоритетный вид *C. betaceum* Andrz., однако Цвелев (1977) и С. Л. Мосякин (1996), приводят отличительные признаки для *C. strictum* Roth. Этот гибридогенный вид требует дополнительного изучения. Растет совместно с вышеупомянутыми видами рода *Chenopodium*.

Следующие 2 вида уже указывались для флоры района, однако в связи с их активным расселением необходимо отметить их состояние в экосистемах г. Воронежа.

*Impatiens parviflora* DC. В 1996 г. спорадически и часто встречался по пойме водохранилища, тенистым и осветленным берегам водохранилища у санатория им. Горького, палисадникам. Для г. Воронежа этот среднеазиатский вид был отмечен В. Н. Тихомировым (1987), и сейчас он продолжает быстро распространяться.

*Bidens frondosa* L. Берег водохранилища, 14 VII 1996.

Этот американский сорняк натурализовался в экосистемах г. Воронежа. Произрастает совместно с *B. tripartita* L. по берегу водохранилища и даже затененным палисадникам.

Образцы растений хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Воронежского государственного университета.

Выражаю искреннюю благодарность И. О Бузуновой, Н. Н. Цвелеву, А. К. Скворцову, В. Н. Тихомирову, В. В. Бялту, Н. С. Ракову, В. Г. Папченкову за определение и подтверждение указанных таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 98-05-64987).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артюшенко З. Т.* Рябчик — *Fritillaria* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 236—238.

*Дубовик О. Н.* Новые виды рода *Rosa* L. флоры Донецкого кряжа и северного Приазовья // Новости сист. высш. раст. Л., 1966. С. 151—181.

*Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

*Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 180 с.

*Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 553 с.

*Мосякин С. Л.* Марь —*Chenopodium* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 27—44.

*Победимова Е. Г.* Кендырь —*Trachomitum* Woodson // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 48—50.

*Стародубцева Е. А.* Декоративные экзоты — потенциальные члены заповедных фитоценозов // Флора Центральной России: Материалы научной конференции (Липецк, 1—3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 128—130.

*Тихомиров В. Н.* Новые материалы к флоре Воронежской области // Биол. науки. 1987. № 6. С. 74—78.
*Хржановский В. Г.* Розы. М., 1958. 497 с.
*Цвелев Н. Н Poaceae* Barnh. — (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.
*Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л., 1976. 778 с.
*Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Новости сист. высш. раст. Л., 1977. С. 244—255.
*Цвелев Н. Н., Бочкин В. Д.* О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.
*Цвелев Н. Н., Саксонов С. В.* О двух колокольчиках (*Campanula, Campanulaceae*) из родства *C. rapunculoides* s. l. // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 98—100.
*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. 1995. 990 с.
*Юзепчук С. В.* Роза (Шиповник) — *Rosa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 431—506.

Воронежский государственный университет Получено 10 II 1997

SUMMARY

21 plant species are recorded for the Central Black Earth Region for the first time.

---

УДК 581.9 (571.5) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 10

© А. М. Зарубин, И. Г. Ляхова

# НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ В ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ

A. M. ZARUBIN, I. G. LYAKHOVA. NEW ADVENTIVE PLANTS IN IRKUTSK REGION

Приведены сведения о 4 новых для Иркутской обл. адвентивных растениях.

В ходе полевых и камеральных исследований в г. Иркутске и его окрестностях обнаружены растения, новые для Иркутской обл. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995) «Сосудистые растения России и сопредельных государств».

*Saponaria officinalis* L. Обитает по кустарникам, лесам, долинам рек как сорное. Отмечается в Европе, на Кавказе, в Малой Азии, Северной Америке. Ближайшее местонахождение — окр. г. Барнаула (Ковтонюк, 1993).

Г. Иркутск: предместье Рабочее, долина р. Ушаковки, 10 VII 1993, Е. Косович; г. Иркутск, Академгородок, в посадках розы морщинистой, 15 VII 1996, А. Зарубин; г. Иркутск, Ново-Ленино, остановка автобуса «Узловая» на обочине дороги, 20 VII 1996, А. Зарубин.

*Lepidium affine* Ledeb. Распространен на остепненных и солонцеватых лугах, по ж.-д. насыпям. Встречается в Зап. Азии, Тибете, Зап. Китае, Монголии (Никифорова, 1994). В иркутской обл. известно одно местонахождение на ст. Байкал (Пешкова, 1979а).

Г. Иркутск, левобережье Иркутского водохранилища, на обочине дороги в березняке горошково-василистниковом, 14 VII 1979, С. Попцов; г. Иркутск, пос. Селиваниха, 25 VII 1992, Т. Аюпова; там же, 20 VII 1995, И. Ляхова; г. Иркутск, Ново-Ленино, остановка автобуса «Узловая», на обочине дороги, 25 VII 1995, А. Зарубин, И. Ляхова.

*Leonurus quinquelobatus* Gilib. Европейский вид. Встречается на сорных местах близ жилья группами. В г. Иркутске выращивался в начале 1960-х годов на коллекционном участке лекарственных растений в Ботаническом саду Иркутского государственного университета. В настоящее время обильно встречается на пустырях и сорных местах вокруг ботанического сада и Технического университета.

Г. Иркутск, Кайская роща, около кладбища, 15 VI 1993, И. Ляхова; г. Иркутск, Кайская роща, на свалке мусора возле ботанического сада, 5 VII 1995, С. Салия.

*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. Распространен в Европе, Малой Азии, Иране, Сев. Индии, Монголии, Китае, Тибете (Кирпичников, 1964). Встречается по берегам соленых озер, на солончаках. Ближайшее местонахождение — в Бурятии на берегах Гусиного озера (Пешкова, 1979б).

Г. Иркутск, Ново-Ленино, остановка автобуса «Узловая», на обочине дороги, 26 VII 1995, А. Зарубин, И. Ляхова; г. Иркутск, ст. Военный городок, на ж.-д. насыпи, 20 VII 1996, А. Зарубин.

Гербарные образцы хранятся на кафедре ботаники и генетики Иркутского государственного университета.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Кирпичников М. Э.* Род Латук, салат — *Lactuca* L. // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 274—317.

*Ковтонюк Н. К.* *Saponaria* — Мыльнянка // Флора Сибири. *Portulacaceae—Ranunculaceae*. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 95.

*Никифорова О. Д.* *Lepidium* — Клоповник // Флора Сибири. *Berberidaceae—Grossulariaceae*. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 138—144.

*Пешкова Г. А.* Сем. *Brassicaceae*, или *Cruciferae* — Капустные, или Крестоцветные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979а. Т. 1. С. 383—417.

*Пешкова Г. А.* Сем. *Asteraceae*, или *Compositae* — Астровые, или Сложноцветные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979б. Т. 2. С. 811—918.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.



Иркутский государственный университет



Получено 21 I 1997

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.55

© А. М. Крышень

## К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ФИТОГЕННЫХ ПОЛЕЙ ДЕРЕВЬЕВ

A. M. KRYSHEN. ON THE METHODS OF TREE PHYTOGENIC FIELDS STUDY

Обсуждаются подходы к изучению фитогенных полей деревьев и некоторые методические приемы сбора и анализа данных. Показана возможность использования показателей обилия видов напочвенного покрова для определения размеров и формы фитогенного поля сосны. Экспериментально подтверждена мозаичная структура фитогенного поля сосны.

Понятие «фитогенное поле» (ФП) было введено А. А. Урановым (1965) (по аналогии с физическими полями) для обозначения пространства, измененного данной особью растения. Уранов указывал на свойства ФП, отличающие его от физических полей: изменчивость в пространстве (мозаичность) и во времени. Эти свойства фитогенного поля очевидны, обусловлены строением и жизнедеятельностью растения — центра поля и подтверждаются многочисленными экспериментальными данными (Tamm, 1950, 1964; Арискина, 1962; Аболинь, 1974; Волокитина, 1979; Казанцева, 1979; Ипатов, Тархова, 1980; Ипатов, Кирикова, 1981, 1984, 1991; Jarvinen et al., 1993; Hokkanen et al., 1995; Integrated..., 1995, и др.). Выделяются 2—3 зоны поля, подобные концентрическим кольцам (Соболев, 1965; Демьянов, 1982; Самойлов, 1983; Маслов, 1986), или 5 микросред (Плотников, 1979), являющихся различными комбинациями процессов затенения, корневой конкуренции и влияния кроны.

H. Wu с соавторами (1985), незнакомые с работами Уранова и его последователей, заново открыли фитогенное поле, назвав его «экологическим полем». Экологическое поле растения было определено как зона, где совокупное влияние его кроны, ствола, корней вело к перераспределению ресурсов, доступных соседям (Wu et al., 1985; Walker et al., 1989). Эти авторы, как и Уранов, уподобили экологическое поле физическим полям и предложили рассчитывать его напряженность (interference potential), которая изменяется от 0 (отсутствие влияния) до 1 (максимальное влияние). Основываясь на теории экологического поля, финские исследователи (Hokkanen et al., 1995) предложили понятие «influence potential» для обозначения силы влияния всех деревьев на напочвенный покров в конкретной точке сообщества (исследования проводились в сосновом лесу).

Позднее и в России ФП стали считать пространство, в котором изменение среды вызывает реакцию других растений (Демьянов, 1996). Таким образом, размеры ФП были заметно сужены, поставлены в зависимость от чувствительности видов и методов. Такое понимание ФП повлекло за собой ряд работ, в которых предпринимается попытка измерения напряженности ФП деревьев по изменению обилия видов напочвенного покрова. Достаточно полный обзор приводится А. Б. Ястребовым (1996), который также моделирует силу влияния дерева. Согласно его и некоторым другим данным (Котов, 1982), она обратно пропорциональна расстоянию от дерева и прямо пропорциональна диаметру дерева (или другому показателю его размеров). Такой подход еще больше сближает ФП с физическими полями, но может противо-

речить основному свойству ФП — мозаичности, которое подтверждается многочисленными экспериментальными данными.

Теория фитогенного поля будет развиваться и далее, поэтому представленные в статье сведения могут оказаться полезными при сборе и обработке экспериментального материала.

Задачей наших исследований являлось определение зависимости естественного возобновления сосны от различных факторов, в том числе и фитогенных. В частности, изучался вопрос зависимости пространственного размещения видов напочвенного покрова от древесного яруса. На первом этапе проведена отработка методов исследования, результаты которой являются основой настоящей публикации. Работы проводились в сосняке чернично-зеленомошном на территории национального парка «Петкельярви», расположенного в провинции Северная Карелия в Финляндии.

Одним из основных вопросов являлось определение размеров учетной площадки и плотности сети площадок. Они должны быть такими, чтобы обнаружить изменения в напочвенном покрове при минимальном количестве описаний. С этой целью между двумя деревьями сосны заложили одну трансекту длиной 15.5 м, пересекающую окно

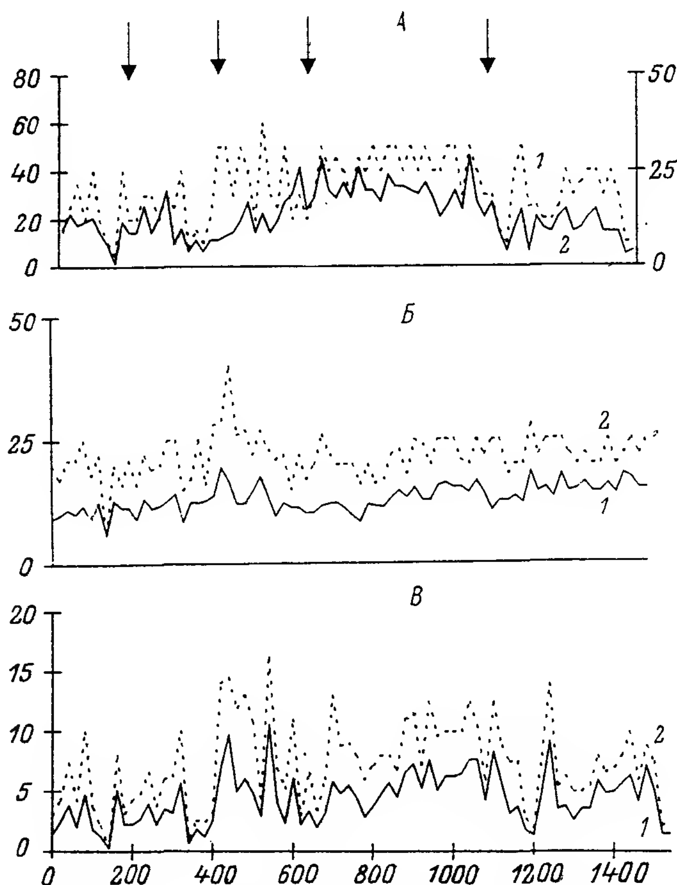



Рис. 1. Варьирование различных показателей обилия *Vaccinium myrtillus*.

Показатели: *А* — проективное покрытие (*1*) и число рамет на 0.1 м$^2$ (*2*); *Б* — средняя (*1*) и максимальная (*2*) высоты; *В* — $S \cdot ah$ (*1*) и $S \cdot mh$ (*2*). По осям абсцисс — расстояние от ствола по трансекте, см. по осям ординат — *А*: (слева) — проективное покрытие, %; справа — число рамет, шт.; *Б* — высота, см; *В* — условные безразмерные единицы, равные соответствующему произведению, деленному на 100. Стрелками показаны точки, где трансекта пересекает границы проекций крон.

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты корреляции Спирмена показателей обилия кустарничков

| Показатели обилия | Проективное покрытие | *N* | *ah* | *mh* | *S · ah* |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Vaccinium vitis-idaea* | | |
| *N* | **0.61** | | | | |
| *ah* | **0.46** | 0.15 | | | |
| *mh* | 0.12 | 0.21 | **0.45** | | |
| *S · ah* | **0.95** | **0.53** | **0.68** | **0.23** | |
| *S · mh* | **0.91** | **0.58** | **0.58** | **0.47** | **0.93** |
| | | | *V. myrtillus* | | |
| *N* | **0.64** | | | | |
| *ah* | **0.31** | −0.14 | | | |
| *mh* | **0.35** | −0.04 | **0.60** | | |
| *S · ah* | **0.93** | **0.48** | **0.59** | **0.48** | |
| *S · mh* | **0.94** | **0.52** | **0.44** | **0.59** | **0.95** |

Примечание. *N* — количество побегов, *ah* — средняя высота побегов, *mh* — максимальная высота побегов, *S · ah* — произведение проективного покрытия на среднюю высоту побегов, *S · mh* — произведение проективного покрытия на максимальную высоту побегов. Подчеркнуты достоверные при $p < 0.05$ коэффициенты.

в пологе. Для обработки методики визуально подбирали выровненный участок с наименьшим количеством видов и с относительно незначительным варьированием их обилия. Понятно, что если здесь удастся обнаружить изменения в напочвенном покрове, то тем более это будет возможно на участках с контрастными пятнами растительности. На площади произрастали кустарнички: *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Calluna vulgaris* L. Моховая и лишайниковая синузии представлены в основном *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Michx., а также видами рода *Cladonia*, среди которых преобладает *C. rangiferina* (L.) Web. Всю длину трансекты разделили на 78 площадок $20 \times 50$ см, расположенных вплотную друг к другу, поперек трансекты. Такие размеры учетной площадки соответствуют размерам мозаики напочвенного покрова на участке и также апробированы другими исследователями (Демьянов, 1989). Расположение их поперек позволяет более точно определить границы пятна, увеличивая количество наблюдений. Каждая такая площадка содержала в себе по две маленькие площадки ($10 \times 10$ см) для описания мхов и лишайников. На каждой большой площадке учитывали покрытие, число особей каждого вида, высоту каждого побега для кустарничков; покрытие мхов и лишайников учитывали как на большой, так и на маленьких площадках.

Далее мы провели графический анализ варьирования различных показателей: проективного покрытия (*S*) мхов и лишайников как для больших, так и для маленьких площадок, покрытия кустарничков, максимальной (*mh*) и средней (*ah*) высот, а также произведения проективного покрытия как на среднюю (*S · ah*), так и максимальную (*S · mh*) высоты (рис. 1).

Большинство индексов обилия кустарничков достоверно коррелирует друг с другом (табл. 1). Наиболее показательным оказался индекс *S · ah*, но его определение трудоемко, а индекс *S · mh* может дать случайную ошибку из-за небольшого количества измерений. Мы предложили третий вариант — произведение проективного покрытия на среднее значение высоты 5 максимальных растений (*S · h*). Он оказался пригодным для наших целей и не требует больших временны́х и трудовых затрат при полевых исследованиях. Очевидно, что растения реагируют на изменение условий среды изменением проективного покрытия и собственных размеров, поэтому произведение этих показателей усили-

вает амплитуду колебаний и делает более четкими различия между участками растительного покрова, если они есть. Кроме этого, произведение проективного покрытия на среднюю высоту побегов отражает объем среды, занимаемой видом, и соответственно прямо пропорционально надземной фитомассе. Варьирование последней в свою очередь считается наиболее четким показателем реакции растения на изменение среды и влияние соседей (Gaudet, Keddy, 1988).

В результате дальнейших исследований и литературных данных выяснилось, что из-за слабого варьирования не всегда возможно использовать показатели обилия кустарничков. Причиной являются морфологические особенности брусники и черники, одно растение которых может занимать большую территорию благодаря сильно развитой корневой системе (Кирикова, 1983; Maubon et al., 1995), поэтому трудно ожидать от них контрастных изменений показателей обилия на границах зон ФП (Ипатов, Кирикова, 1991).

Другое дело мхи и лишайники. Наши исследования и литературные данные (Tamm, 1950, 1964; Арискина, 1962; Аболинь, 1974; Ипатов, Тархова, 1980; Ипатов, Кирикова, 1981, 1984; Makipaa, 1995) свидетельствуют, что они достаточно активно реагируют на изменение условий и варьирование их обилия может служить показателем варьирования среды (рис. 2).

Анализ результатов показал, что размеры учетной площадки 20 × 50 см нормальны для описания как кустарничков, так мхов и лишайников. Маленькие площадки (10 × 10 см) не могут использоваться даже для описания мхов и лишайников, так как не дают полной картины, что очень хорошо видно на рис. 2. На отметках трансекты 600 и 1150 см (рис. 2, *А*) отсутствует *Dicranum polysetum*, что является следствием малой учетной площади, так как при использовании рамки большей площади (рис. 2, *Б*) он имел сравнительно высокое обилие. В то же время на рис. 2, *Б* и 2, *В* четко видно, что достаточно закладывать учетные площадки через одну — в данном случае через 40 см. Различие средних значений проективного покрытия, полученных всеми описанными способами (с использованием рамок 10 × 10 и 20 × 50 см, расположенных вплотную друг к другу или через одну), не превышает значения ошибки. Однако на участках, расположенных в непосредственной близости к стволу дерева, где проходит граница первой зоны ФП, учетные площадки необходимо закладывать вплотную друг к друг из-за небольших размеров первой зоны ФП. Эти наблюдения позволяют сократить количество учетных площадок почти вдвое, что важно при сборе полевого материала.

Для определения форм и размеров ФП деревьев несомненной удачей было бы нахождение в напочвенном покрове вида-«спутника». В исследуемом сообществе такая связь была обнаружена для березы и *Hylocomium splendens*. На участках, где береза отсутствовала, *H. splendens* не встречался. Зона распространения *H. splendens* вокруг березы представляла собой подобие овала, вытянутого в сторону господствующих осенью ветров, и ее радиус в этом направлении превышал 10—15 м. Проективное покрытие *H. splendens* в ФП березы достигало 100 %, и он местами полностью вытеснял *Pleurozium schreberi*, господствующий на большей территории сообщества. Необходимо также отметить, что *Hylocomium splendens* связан не только с живыми березами, его присутствие указывало также на наличие разложившихся остатков березы.

Поставленная задача требовала точного определения формы и размеров крон деревьев. Для нахождения точки пересечения трансекты с проекцией края кроны использовали прибор, состоящий из градуированного зеркала и двух уровней для поддержания горизонтального положения.

Для определения форм и размеров ФП нами была выбрана сосна со стволом 40 см в диам., произрастающая на месте соединения двух больших окон. От нее в разных направлениях были проложены 8 трансект (рис. 3). Графический анализ варьирования индексов обилия видов напочвенного покрова показал, что размеры и форма ФП дерева зависят от стороны света, направления господствующих ветров, расстояния до соседей и их размеров и т. д. Эти факторы определяют состав и обилие

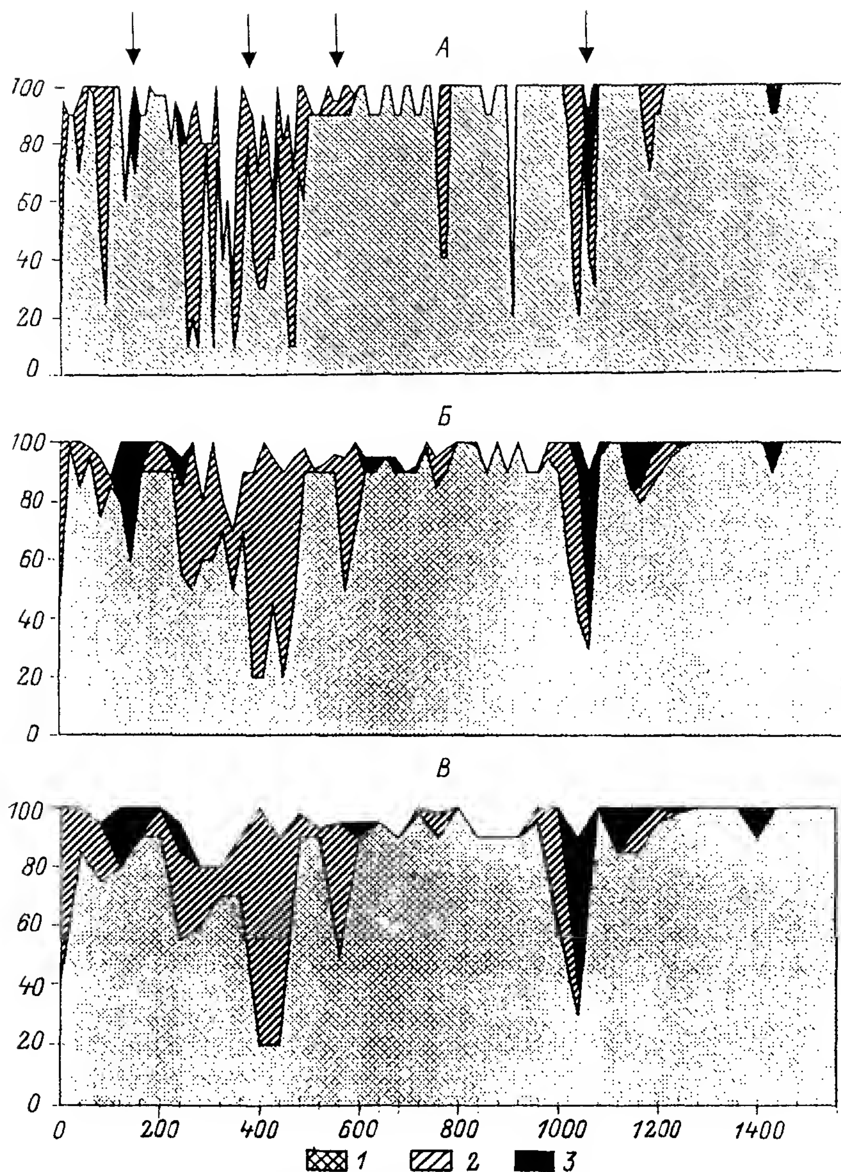



Рис. 2. Варьирование проективного покрытия мхов и лишайников.

*1 — Pleurosium schreberi, 2* — виды *Cladonia, 3 — Dicranum polysetum.* Площадки: *А* — 10 × 10 см; *Б* — 20 × 50 см, вплотную друг к другу; *В* — 20 × 50 см, но через одну. По осям ординат — проективное покрытие, %; по осям абсцисс — длина трансекты, см. Стрелками показаны точки, где трансекта пересекает границы проекций крон.

видов напочвенного покрова в пределах выделенных зон. К примеру, в первой зоне ФП (приствольное возвышение), которая отчетливо выделяется во всех случаях, с южной стороны участие лишайников из рода *Cladonia* значительно выше, чем с северной, где повышается роль *Dicranum polysetum*. Причина очевидна — затенение и связанные с ним изменения условий существования (Ипатов, Кирикова, 1981, 1984). Те же закономерности наблюдаются при анализе видового состава третьей зоны ФП (проекция края кроны). Характерным для нее является значительное обилие *Dicranum polysetum*, но на открытых, хорошо освещаемых участках его теснят лишайники (*Cladonia rangiferina*). Внутренняя часть ФП (Демьянов, 1996) сосны определяется

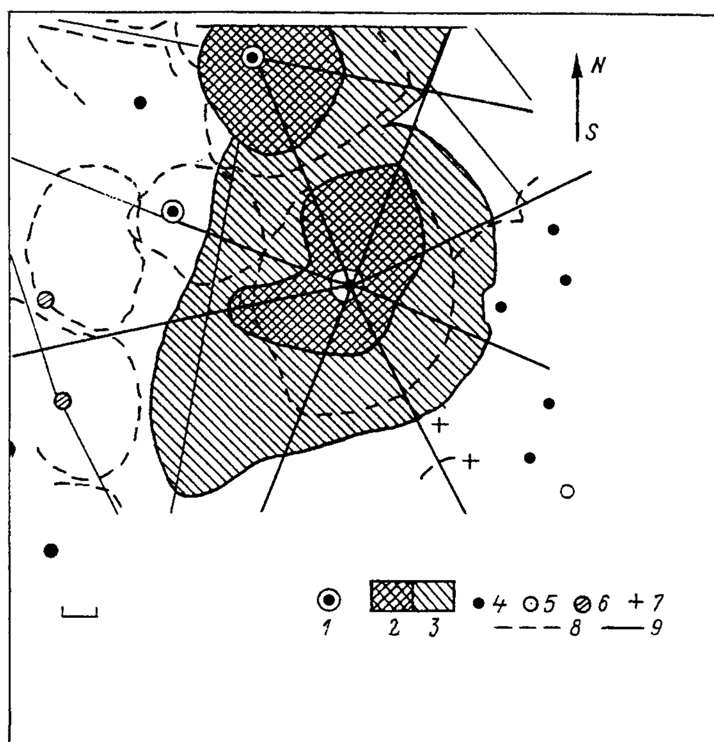



Рис. 3. Схема фитогенного поля сосны.

*1—3* — соответствующие зоны ФП; *4* — сосна, *5* — ель, *6* — береза, *7* — сухая сосна, *8* — проекция края кроны, *9* — трансекты. Масштабная линейка — 1 м.

влиянием кроны, соседние деревья деформируют крону, изменяя тем самым форму ФП анализируемого дерева (рис. 3). Приведенные в табл. 2 данные показывают размах варьирования проективных покрытий различных видов в пределах каждой зоны ФП сосны. Очевидно, что для определения структуры ФП лучше использовать доминирующие виды (Котов, 1982). В нашем случае это черника и брусника среди кустарничков (данные по другим сосудистым растениям не приводятся, так как были встречены лишь единичные экземпляры *Calluna vulgaris* и *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub) и *Pleurozium schreberi* среди мхов и лишайников. В восточном и юго-восточном направлениях ФП сосны накладывалось на ФП растущей в 8 м березы. Как уже говорилось выше, вблизи берез *Hylocomium splendens* способен вытеснять *Pleurozium schreberi*, что и произошло в нашем случае. Это в значительной степени расширило диапазон варьирования значений проективного покрытия *Pleurozium schreberi*, поэтому в табл. 2 дополнительно приведены значения без учета данных двух указанных выше трансект. Другие виды, не доминирующие на исследуемом участке, могут быть использованы как индикаторы для характеристики зон ФП — для определения и описания качественных изменений среды, вызванных влиянием дерева, через перераспределение осадков и света, опад и т. д.

Все учетные площадки обозначали колышками. Это позволило точно повторить описание одной из трансект через 1 год. Результаты представлены на рис. 4. Показатели обилия доминирующих видов (*Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*) в разные годы практически совпадают. Незначительные различия для других видов объясняются скорее ошибкой глазомерного учета, чем изменением обилия видов. Для определения границ зон ФП важны не абсолютные значения обилия видов, а их изменения. С учетом этого положения описания трансект можно считать очень близкими, что позволяет сравнивать результаты, полученные в разное время.

ТАБЛИЦА 2

Проективное покрытие видов напочвенного покрова в различных зонах ФП сосны (обобщенные данные для 8 трансект)

| Вид | Зоны ФП | | |
|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 |
| *Vaccinium myrtillus* | 8.0±2.17 / 0—20 | 14.5±1.93 / 0—40 | 19.3±2.48 / 0—40 |
| *V. vitis-idaea* | 4.6±1.41 / 0—20 | 5.8±1.07 / 0—25 | 13.1±1.49 / 2—40 |
| *Pleurozium schreberi* | 56.6±7.80 / 0—90 | 82.3±5.12 / 0—100 | 64.5±5.84 / 2—100 |
| | (69.3±5.64 / 25—90) | (96.2±1.00 / 75—100) | (70.9±4.70 / 10—100) |
| *Dicranum polysetum* | 7.4±2.03 / 0—25 | 2.8±0.92 / 0—20 | 12.6±2.81 / 0—80 |
| *Hylocomium splendens* | 7.9±3.91 / 0—45 | 5.7±3.53 / 0—100 | 3.3±2.35 / 0—65 |
| *Cladonia* sp. sp. | 8.7±2.96 / 0—30 | 1.7±0.74 / 0—20 | 10.7±3.69 / 0—100 |

Примечание. Над чертой — $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$, под чертой — минимальное и максимальное значения. В скобках указаны значения проективного покрытия *Pleurozium schreberi* только при отсутствии *Hylocomium splendens* (исключены данные для двух трансект, пересекающих ФП березы).

Используя графический анализ описаний 31 трансекты, мы смогли выделить для отдельных деревьев до четырех зон ФП. Подробное их описание будет предметом другой публикации. Коротко можно охарактеризовать их таким образом: 1 — приствольное возвышение; 2 — пространство под кроной; 3 — зона, опоясывающая проекцию края кроны; 4 — пространство, находящееся в зоне влияния дерева, но напочвенный покров сильнее реагирует на другие факторы (совокупное влияние множества деревьев, солнечное освещение и др.). Зона 4 не имеет четкой внешней границы. От отдельно стоящего дерева эта граница удалена на расстояние не менее длины его тени в утренние и вечерние часы (Плотников, 1979) или на расстояние никак не меньше зоны максимального распространения корней и опада, что сравнимо с высотой дерева и значительно превышает радиус кроны (Карпачевский, 1977; Лащинский, 1981; Влияние..., 1990). По литературным данным (Grace, Platt, 1995), расстояние, на котором обнаруживается реакция фитомеров, может достигать 15—18 м для деревьев *Pinus palustris* Mill. с диаметром ствола около 30 см. Показателями влияния были сохранность и состояние возобновления сосны.

Все выделенные зоны качественно отличаются друг от друга. Основной причиной этого явления можно назвать изменение химического состава осадков, проходящих сквозь крону и стекающих по стволу, и их количественное перераспределение, что в значительной степени определяет обилие мхов и лишайников, а в отдельных случаях и кустарничков. Таким образом, мы определили пространство, в котором описанными выше методами обнаруживается реакция видов напочвенного покрова на влияние сосны, как превышающее (иногда значительно) по площади проекцию кроны. Размеры зависят от положения в сообществе (близость соседей), направления преобладающих ветров (Волокитина, 1979), которые влияют на распределение осадков и опада. Для проверки полученных результатов из выявленных зон были взяты образцы мхов и лишайников для определения биомассы. Дисперсионный анализ показал наличие зависимости фитомассы видов *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* от

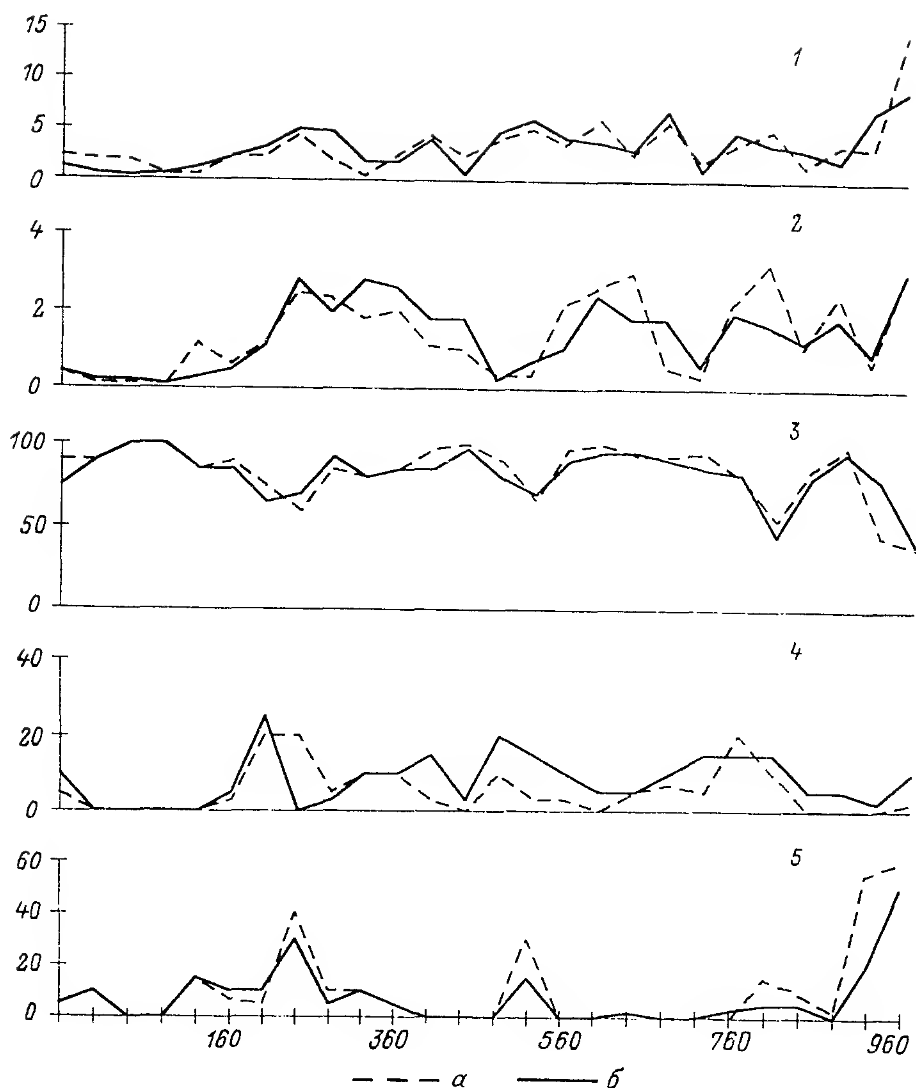



Рис. 4. Изменение показателей обилия видов напочвенного покрова через 1 год.

*а* — 1995 г., *б* — 1996 г. *1* — *Vaccinium myrtillus*, *2* — *V. vitis-idaea*, *3* — *Pleurosium schreberi*, *4* — *Dicranum polysetum*, *5* — виды *Cladonia*. По осям ординат: *1*, *2* — индекс $S \cdot h$ (описание в тексте); *3*—*5* — проективное покрытие, %.

зоны ФП, в которой они произрастают. В связи с тем что внутренняя часть ФП (Демьянов, 1996) сосны имеет не менее трех ярко выраженных (у отдельно стоящих деревьев), качественно отличающихся друг от друга зон, встает вопрос, можно ли описать зависимость силы влияния дерева в данной точке от расстояния между ним и этой точкой одним уравнением (Котов, 1982; Ястребов, 1996) и говорить об аддитивности напряженности фитогенных полей деревьев (Ястребов, Лычаная, 1993). Полученные А. Б. Ястребовым (1996) линии регрессии демонстрируют резкое падение стволовой напряженности при незначительном удалении от ствола (переход от первой ко второй зоне) и далее плавное снижение напряженности при удалении до 2 м от дерева. Зависимость теневой напряженности от расстояния до ствола также рассчитана только в пределах 2-й зоны; по-видимому, модель перестает работать далее из-за качественного скачка при переходе из второй в третью зону ФП.

## Выводы

Проведенные исследования подтвердили возможность использования показателей обилия видов напочвенного покрова для определения размеров и формы внутренней части ФП деревьев. Наиболее чувствительными к влиянию сосны являются мхи и лишайники. Экспериментально подтверждена мозаичная структура ФП сосны, вызванная перераспределением осадков и изменением их химического состава, изменением освещенности, влиянием корней и т. д. Для отдельных деревьев сосны было выделено до четырех зон ФП, каждая из которых также неоднородна. Форма и размеры как всего ФП, так и каждой из его зон зависят от расстояния до соседних деревьев, стороны света, направления господствующих ветров, микро- и мезорельефа и т. д.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аболинь А. А.* Изменение структуры мохового покрова в зависимости от распределения осадков под пологом леса // Экология. 1974. № 3. С. 1—55.

*Арискина Н. П.* Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 658—672.

*Влияние* промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. 195 с.

*Волокитина А. В.* Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. 1979. № 2. С. 40—48.

*Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 500—507.

*Демьянов В. А.* Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1309—1316.

*Демьянов В. А.* Представление о фитогенном поле растений и проблема сущности фитоценоза // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 259—263.

*Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.

*Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. № 3. Вып. 1. С. 26—32.

*Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Изменение напочвенного покрова в фитогенном поле ели в условиях корневой изоляции // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1991. № 3. Вып. 2. С. 43—48.

*Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 5. С. 14—20.

*Казанцева А. С.* Влияние деревьев на структуру травяно-кустарничкового яруса в некоторых типах сосновых лесов // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1030—1033.

*Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М., 1977. 312 с.

*Кирикова Л. А.* Размещение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1083—1085.

*Котов С. Ф.* Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240.

*Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск, 1981. 272 с.

*Маслов А. А.* О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

*Плотников В. В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1979. 275 с.

*Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 55. № 2. С. 170—183.

*Соболев Л. Н.* Особенности распределения растительности и почв в сплошных ельниках Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 52. Вып. 3. С. 61—70.

*Уранов А. А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 1. С. 251—254.

*Ястребов А. В.* Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3—9.

*Ястребов А. Б., Лычаная Н. В.* Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 78—92.

*Gaudet C. L., Keddy P. A.* A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits // Nature. 1988. Vol. 334. № 6179. P. 242—243.

*Grace S. L., Platt W. J.* Neighborhood effects on juveniles in an old-growth stand of longleaf pine, *Pinus palustris* // Oikos. 1995. Vol. 72. N 1. P. 99—105.

*Hokkanen T. J., Jarvinen E., Kuuluvainen T.* Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots Pine stand // Silva Fennica. 1995. Vol. 23. N 3. P. 189—203.

*Integrated* Monitoring Programme in Finland. First National Repot. Helsinki, 1995. 138 p.

*Jarvinen E., Hokkanen T. J., Kuuluvainen T.* Spatial heterogeneity and relationships of mineral soil properties in a boreal *Pinus sylvestris* stand // Scand. J. For. Res. 1993. Vol. 8. P. 435—445.

*Makipaa R.* Sensitivity of forest floor mosses in boreal forests to nitrogen and sulphur deposition // Water, air and soil pollution. 1995. Vol. 85. P. 1239—1244.

*Maubon M., Ponge J.-F., Andre J.* Dynamics of *Vaccinium myrtillus* patches in mountain spruce forest // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. N 2. P. 343—348.

*Tamm C. O.* Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb; in relation to tree canopy // Oikos. 1950. Vol. 2. N 1. P. 60—64.

*Tamm C. O.* Growth of *Hylocomium splendens* in relation to tree canopy // The Bryologist. 1964. Vol. 67. N 4. P. 423—426.

*Walker J., Sharpe P. J. H., Penridge L. K., Wu H.* Ecological field theory: the concept and field tests // Vegetatio. 1989. Vol. 83. N 1-3. P. 81—95.

*Wu H., Sharpe P. J. H., Walker J., Penridge L. K.* Ecological field theory: spatial analysis of resource interference among plants // Ecological Modelling. 1985. Vol. 29. N 1-4. P. 215—243.

Институт леса Карельского научного
центра РАН
Петрозаводск

Получено 5 III 1997

SUMMARY

Environmental heterogeneity and plant interactions determine the structure of plant communities and it well known that trees are strong affectors on ground vegetation structure in the forests. The article presents some methods of describing of ground vegetation heterogeneity, caused by tree influence. Experiments in dryish Vaccinium type pine forest confirm existence of phytogenic field phenomenon. Different indices of shrubs abundance and coverage of mosses and lichens were tested. Mosses and lichens coverage was more accurate than abundance of *Vaccinium vitis-idaea* and *V. myrtillus*. It is possible to determine 4 zones of separate pine using describing methods.

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© Р. И. Гагнидзе, Ц. Н. Гвиниашвили,
И. М. Данелиа, М. В. Чурадзе

## ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ ГРУЗИИ

R. I. GAGNIDZE, Ts. N. GVINIASHVILI, I. M. DANELIA, M. V. CHURADZE. CHROMOSOME NUMBERS OF THE SPECIS OF THE GEORGIAN FLORA

Приведены числа хромосом для 74 видов, из них для 18 — впервые.

Все процитированные образцы собраны на территории Грузинской республики. Они хранятся в гербарии Института ботаники АН Грузии (TBI) и в Тбилисском государственном университете (TB).

Звездочкой отмечены виды, числа хромосом которых приводятся впервые.

### *Alismataceae*

*Sagittaria trifolia* L., **2n = 22**. Озургетский р-н, окр. сел. Уреки, 1993 г., № 92, И. Данелиа.

### *Alliaceae*

*Allium kunthianum* Vved., **2n = 16**. Ущелье р. Аргун, окр. сел. Шатили, 1600 м над ур. м., 1990 г., № 1275, Р. Гагнидзе, Л. Хуцишвили.

### *Asteraceae*

*Achillea biserrata* Bieb., **2n = 18**. Окр. г. Мцхета, ущелье р. Армази, 800 м над ур. м., 1995 г., № 95-127, И. Данелиа.

*A. millefolium* L., **2n = 18**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1993 г., № 106, И. Данелиа.

* *Anthemis candidissima* Willd. ex Spreng., **2n = 18**. Окр. г. Тбилиси, плато Нуцубидзе, 550 м над ур. м., 1993 г., № 108, И. Данелиа.

*Bidens tripartita* L., **2n = 48**. Окр. г. Тбилиси, Сабуртало, 500 м над ур. м., 1994 г., № 89-102, Р. Гагнидзе.

*Carthamus glaucus* Bieb., **2n = 20**. Окр. г. Тбилиси, Делиси, 550 м над ур. м., 1994 г., № 65-110, Р. Гагнидзе.

*Cicerbita racemosa* (Willd.) Beauverd, **2n = 16**. Бассейн р. Чанчаховани, окр. с. Хисо, 1800 м над ур. м., 1988 г., № 1256, Р. Гагнидзе.

*Erigeron alpinus* L., **2n = 18**. Казбегский р-н, окр. с. Гергети, 1800 м над ур. м., 1995 г., № 30-82, И. Данелиа.

*E. uniflorus* L., **2n = 18**. Ущелье р. Гомецрис-Алазани, окр. с. Етелта, 3000 м над ур. м., 1986 г., № 1225, Д. Челидзе.

*Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk. ex Willd.) Sosn. et Takht., **2n = 18**. Пос. Бакуриани, окр. перевала Цхрацкаро, 2200 м над ур. м., 1995 г., № 95-117, И. Данелиа.

*Hieracium pilosella* L., **2n = 18**. Казбегский р-н, окр. стационара Института ботаники АН Грузии, 1750 м над ур. м., 1995 г., № 26-88, И. Данелиа.

*Inula orientalis* Lam., **2n = 16**. Казбегский р-н, участок стационара Института ботаники АН Грузии, 1750 м над ур. м., 1995 г., № 30-91, И. Данелиа.

* *Jurinea filicifolia* Boiss., **2n = 36**. Истоки р. Пирикити-Алазани, горный массив Ацунта, 3100 м над ур. м., 1989 г., № 1271, Ш. Шетекаури.

*Kemulariella rosea* (Stev. ex Bieb.) Tamamsch., **2n = 18**. Ущелье р. Дилос-цкали, массив Чешо, 1800 м над ур. м., 1986 г., № 1240, Р. Гагнидзе, Д. Челидзе, Ш. Шетекаури.

* *Pyrethrum balsamita* (L.) Willd., **2n = 18**. Юго-Восточное побережье оз. Паравани, окр. с Паравани, 2100 м над ур. м., 1992 г., № 1286, Р. Гагнидзе, Д. Мцхветадзе, Ш. Шетекаури, Г. Кучухидзе.

*P. leptophyllum* Stev. ex Bieb., **2n = 18**. Бассейн р. Чанчаховани, окр. с. Хисо, 1800 м над ур. м., 1988 г., № 1255, Р. Гагнидзе.

*Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt, **2n = 18**. Г. Тбилиси, окр. Ботанического сада, 1994 г., № 90-112, Р. Гагнидзе.

* *Scorzonera dzhawakhetica* Sosn. ex Grossh., **2n = 14**. Известняковый массив Тетроби, 2100 м над ур. м., 1984 г., № 1152, Ц. Гвиниашвили, М. Патараиа.

*S. eriosperma* Bieb., **2n = 14**. Окр. г. Тбилиси, с. Шиндиси, 1996 г., № 1297, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

*Taraxacum stevenii* DC., **2n = 16**. Пос. Бакуриани, окр. перевала Цхрацкаро, 2400 м над ур. м., 1995 г., № 95-125, И. Данелиа.

*Tephroseris cladobotrys* (Ledeb.) Griseb. et Schenk., **2n = 24**. Лагодехский заповедник, 1000 м над ур. м., 1996 г., № 1291, Р. Гагнидзе.

*Tragopogon graminifolius* DC., **2n = 12**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1995 г., № 95-142, И. Данелиа.

### *Botrychiaceae*

* *Botrychium lunaria* (L.) Sw., **2n = ca.60**. Ущелье р. Квавло, 2550 м над ур. м., 1987 г., № 1242, Р. Гагнидзе, Д. Челидзе, Ш. Шетекаури.

### *Brassicaceae*

*Coluteocarpus vesicaria* (L.) Holmboe, **2n = 14**. Окр. г. Мцхета, ущелье р. Армази, 800 м над ур. м., 1995 г., № 95-108, И. Данелиа.

* *Draba supranivalis* Rupr., **2n = 16**. Казбегский р-н, окр. с. Млета, 1000 м над ур. м., 1996 г., № 1299, Ц. Гвиниашвили.

* *Isatis iberica* Stev., **2n = 14**. Окр. г. Тбилиси, с. Шиндиси, 750 м над ур. м., 1996 г., № 1300, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

* *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., **2n = 10**. Главный водораздельный хребет, массив Шави-клде, 3200 м над ур. м., 1986 г., № 1214, Р. Гагнидзе, Д. Челидзе.

### *Campanulaceae*

*Campanula trautvetteri* Grossh. ex Fed., **2n = 90**. Окр. оз. Паравани, 2100 м над ур. м., 1994 г., № 91-156, Д. Чхеидзе.

### *Caryophyllaceae*

* *Arenaria steveniana* Boiss. (*Eremogone steveniana* (Boiss.) Ikonn.), **2n = 26**. Известняковый массив Тетроби, 2100 м над ур. м., 1984 г., № 1146, Ц. Гвиниашвили, М. Патараиа.

* *Cerastium argenteum* Bieb., **2n = 36**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1995 г., № 66-147, И. Данелиа.

* *Dianthus orientalis* Adams, **2n = 30**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1995 г., № 62-149, Т. Курдадзе.

*Convallariaceae*

*Polygonatum polyanthemum* (Bieb.) A. Dietr. (*P. orientale* Desf.), **2n = 18**. Окр. г. Мцхета, ущелье р. Армази, 800 м над ур. м., 1995 г., № 95-14, И. Данелиа.

*Dipsacaceae*

*Scabiosa caucasica* Bieb., **2n = 36**. Окр. оз. Паравани, 2100 м над ур. м., 1994 г., № 84-111, П. Чхеидзе.

*Fabaceae*

*Colytea orientalis* Mill., **2n = 16**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1995 г., № 94-120, И. Данелиа.

*Medicago lupulina* L., **2n = 16**. Казбегский р-н, левый борт ущелья р. Терек, 1750 м над ур. м., 1996 г., № 1301; Ц. Гвиниашвили.

* *Onobrychis kachetica* Boiss. et Buhse, **2n = 16**. Окр. монастыря Шио-Мгвиме, 700 м над ур. м., 1996 г., № 1302, Р. Гагнидзе.

*Trifolium ambiguum* Bieb. (*Amoria ambigua* (Bieb.) Soják), **2n = 24**. Казбегский р-н, окр. с. Гергети, гора Квена, 2450 м над ур. м., 1995 г., № 95-32, И. Данелиа.

*T. repens* (*Amoria repens* (L.) C. Presl), **2n = 16**. Казбегский р-н, окр. с. Паншети, 1700 м над ур. м., 1995 г., № 95-43. И. Данелиа.

*Fumariaceae*

*Corydalis conorhiza* Ledeb., **2n = 16**. Главный кавказский хр., перевал Абано, 2600 м над ур. м., 1986 г., № 1219, Р. Гагнидзе, М. Патараиа.

*Gentianaceae*

*Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce, **2n = 36**. Озургетский р-н, окр. с. Уреки, 1993 г., № 86-145, И. Данелиа.

*Gentiana septemfida* Pall., **2n = 26**. Пос. Бакуриани, окр. перевала Цхрацкаро, 2200 м над ур. м., 1995 г., № 95-131, И. Данелиа.

*Iridaceae*

*Crocus scharojanii* Rupr., **2n = 8**. Хребет Угвири, 1900 м над ур. м., 1991 г., № 1278, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили, Л Хуцишвили.

*Lamiaceae*

*Betonica macrantha* C. Koch. **2n = 16**. Казбегский р-н, окр. стационара Института ботаники АН Грузии, 1900 м над ур. м., 1995 г., № 105, И. Данелиа.

* *B. nivea* Stev., **2n = 16**. Горный массив Муцо, 1750 м над ур. м., 1990 г., № 1276, Р. Гагнидзе, Д. Челидзе, Ш. Шетекаури.

*Hyacinthaceae*

*Muscari pallens* (Bieb.) Fisch. (Pseudomuscari pallens (Bieb.) Garbari), **2n = 36**. Окр. г. Казбеги, склоны горы Куро, 1800 м над ур. м., 1996 г., № 1295, Ц. Гвиниашвили.

*Limoniaceae*

* *Acantholimon lepturoides* (Jaub. et Spach) Boiss., **2n = 30**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1994 г., № 88-164, М. Эристави, Т. Курдадзе.

*Plantaginaceae*

*Plantago saxatilis* Bieb., **2n = 24**. Главный кавказский хр., перевал Абано, 2800 м над ур. м., 1986 г., № 1216, Р. Гагнидзе, М. Патараиа.

*Poaceae*

*Alopecurus armenus* (C. Koch) Grossh., **2n = 14**. Юго-восточное нобережье оз. Паравани, 2100 м над ур. м., 1992 г., № 1289, Р. Гагнидзе, Д. Мцхветадзе, Ш. Шетекаури, Г. Кучухидзе.

*A. tuscheticus* Trautv., **2n = 28**. Ущелье р. Квавло, 2650 м над ур. м., 1987 г.. № 1244. Р. Гагнидзе, Д. Челидзе, Ш. Шетекаури.

*Cynosurus echinatus* L., **2n = 14**. Таборский (Коджорский) хр., 650 м над ур. м., 1993 г., № 71-138, Р. Гагнидзе.

*Festuca valesiaca* Gaudin, **2n = 14**. Окр. г. Тбилиси, плато Нуцубидзе, 550 м над ур. м., 1993 г., № 131, И. Данелиа.

*Koeleria caucasica* (Domin) B. Fedtsch., **2n = 14**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1993 г., № 128, И. Данелиа.

*Melica transsilvanica* Schur., **2n = 18**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1994 г., № 63-122, М. Эристави, Т. Курдадзе.

*Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., **2n = 28**. Окр. г. Поти, Малтаква, 50 м над ур. м., 1993 г., № 87-148, И. Данелиа, Д. Кикодзе.

*Ranunculaceae*

* *Batrachium rionii* (Lagger) Nym., **2n = 16**. Казбегский р-н, левый берег р. Терек, окр. с. Паншети, 1700 м над ур. м., 1996 г., № 1292, Ц. Гвиниашвили.

*Caltha palustris* L., **2n = 32**. Крестовый перевал, северные склоны Центрального Кавказа, близ минерального источника «Нарзан», 2100 м над ур. м., 1996 г., № 1294, Ц. Гвиниашвили.

*Ficaria fascicularis* C. Koch, **2n = 16**. Известняковый массив Тетроби, 2200 м над ур. м., 1985 г., № 1153, Д. Челидзе, Л. Зауташвили.

*Ranunculus baidarae* Rupr., **2n = 32**. Горный массив Эрмани, 2350—2700 м над ур. м., 1984 г., № 220, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. brutius* Ten., **2n = 16**. Хребет Мамзышха, горный массив Шха-Башха, 1850 м над ур. м., 1980 г., № 113, 118, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. cappadocicus* Willd., **2n = 16**. Хребет Мамзышха, горный массив Шха-Башха, 1850 м над ур. м., 1980 г., № 122, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. caucasicus* Bieb., **2n = 16**. Горный массив Фидар, 2600 м над ур. м., 1984 г., № 204. Р. Гагнидзе, М. Чурадзе; ущелье р. Бритат, 2600 м над ур. м., 1984 г., № 207, они же; горный массив Эрмани, 2450 м над ур. м., 1984 г., № 221, они же; ущелье р. Ходзис-Цкали, 2600 м над ур. м., 1984 г., № 212, они же.

*R. grandiflorus* L., **2n = 16**. Горный массив Эрмани, 2400 м над ур. м., 1984 г., № 1120, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе. **2n = 24**. Горный массив Эрмани, 2400 м над ур. м., 1984 г., № 234, 238, они же.

*R. lojkae* Somm. et Levier, **2n = 16**. Горный массив Эрмани, 2700 м над ур. м., 1984 г., № 227, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе; окр. оз. Кель, 3100 м над ур. м., 1984 г., № 248, 251, они же.

* *R. obesus* Trautv., **2n = 28**. Аджаро-Имеретинский хр., болото у оз. Чинчао, между Бахмаро и Гомисмта, 2300—2400 м над ур. м., 1985 г., № 274-284; Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. oreophilus* Bieb., **2n = 16**. Хребет Мамзышха, горный массив Шха-Башха, 1850 м над ур. м., 1980 г., № 111, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе; ущелье р. Бритат, 2800 м над ур. м., 1984 г., № 210, они же. **2n = 24**. Ущелье Ходзис-Цкали, 2800 м над ур. м., 1984 г., № 211, 213, они же; горный массив Фидар, 2600 м над ур. м., 1984 г., № 205, они же; горный массив Эрмани, 2350 м над ур. м., 1984 г., № 219, они же. **2n = 32**. Окр. оз. Кель, 3100 м над ур. м., 1984 г., № 249, они же; ущелье р. Бритат, 2800 м над ур. м., 1984 г., № 209, они же.

*R. polyanthemos* L., **2n = 16**. Окр. г. Местиа, 1450 м над ур. м., 1975 г., № 198, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. raddeanus* Regel, **2n = 16**. Хребет Мамзышха, горный массив Шха-Башха, 1850 м над ур. м., 1980 г., № 114, 116, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

*R. repens* L., **2n = 32**. Ущелье р. Бритат, 2000 м над ур. м., 1984 г., № 206, Р. Гагнидзе, М. Чурадзе.

### *Rosaceae*

* *Alchemilla caucasica* Bus., **2n = 64**. Ущелье р. Бацара, гора Сакисто, 2500 м над ур. м., 1990 г., № 1273, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

### *Scrophulariaceae*

*Scrophularia scopolii* Hoppe ex Pers., **2n = 26**. Озургетский р-н, окр. с. Уреки, 1993 г., № 92-154, И. Данелиа.

### *Urticaceae*

*Parietaria judaica* L., **2n = 26**. Ширакская степь, Вашлованский заповедник, 800 м над ур. м., 1995 г., № 95-136, Т. Курдадзе.

### *Valerianaceae*

* *Centranthus longifolius* Stev., **2n = 16**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1994 г., № 69-134, М. Эристави, Т. Курдадзе.

### *Zygophyllaceae*

*Zygophyllum fabago* L., **2n = 22**. Окр. г. Тбилиси, ущелье р. Легвта-хеви, 650 м над ур. м., 1993 г., № 118, И. Данелиа.

Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси
Тбилисский государственный университет

Получено 16 XII 1997

# ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 581.5

## ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНЫ ИВАНОВНЫ ПЕРФИЛЬЕВОЙ (18 XII 1928—27 IX 1997)

V. I. ZAKHAROVA, N. S. KARPOV, P. A. REMIGAILO, B. A. YURTSEV. IN MEMORIAM: VALENTINA IVANOVNA PERFILJEVA (18 XII 1928—27 IX 1997)

18 декабря 1998 г. исполнилось бы 70 лет Валентине Ивановне Перфильевой — известному флористу и геоботанику Якутии, заслуженному ветерану СО АН СССР.

Валентина Ивановна родилась в г. Ленинграде в семье служащего. В суровые годы Великой Отечественной войны семья была эвакуирована сначала в Калининскую, а затем в Омскую область, зимой 1944 г. вернулась в Ленинград. В 1949 г. В. И. окончила школу с серебряной медалью, 1954 г. — биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета, получив диплом с отличием по специальности геоботаника. При распределении В. И. выбрала далекую, незнакомую Якутию. Вместе с ней приехали пятеро однокурсников, но из них только В. И. Перфильева с В. М. Михалевой (Усановой) полюбили этот суровый край, которому посвятили всю свою жизнь.

С июля 1954 г. и до выхода на пенсию в конце 1996 г. В. И. работала в Институте биологии СО РАН. Она начала работу в секторе ботаники старшим лаборантом, с 1957 г. — младший научный сотрудник; с 1964 г. — м. н. с. Лаборатории леса и растительных ресурсов, с 1968 г. — м. н. с. Лаборатории геоботаники и споровых растений, с 1986 г. — научный сотрудник Лаборатории растительных ресурсов и лесоведения, с 1995 г. — старший научный сотрудник группы геоботаники.

За 42 года работы в Институте биологии В. И. проявила себя как неутомимый полевик. За все годы В. И. только 3 раза не выезжала в поле в связи с рождением 2 дочерей и сына. Полевые работы проходили в сложных условиях в труднодоступных районах Якутии; до 1970 г. они были продолжительные: выезжали до бездорожья в середине апреля и возвращались в конце октября—начале ноября.

В. И. была одним из основных исполнителей геоботанических исследований оленьих и тебеневочных пастбищ в горах Восточного Верхоянья: в истоках р. Томпо, в низовьях р. Сартанг, верхнем течении р. Индигирки. С 1970 г. по Международной биологической программе при аэродесантном изучении растительности под руководством проф. В. Н. Андреева В. И. облетала всю тундровую зону Якутии, побывала на островах Новосибирского архипелага.

Из многочисленных экспедиций В. И. всегда привозила обширный материал, который обрабатывали все специалисты лаборатории: геоботаники, бриологи, лихенологи.

За длительный период работы В. И. собрала огромный гербарий отличного качества, который, несомненно, обогатил и приумножил фонд нашего регионального научного гербария. Она хорошо знала не только высшие растения, но и лишайники, неплохо разбиралась во мхах. В гербарии курировала раздел лишайников.

Валентиной Ивановной опубликовано более 60 научных работ, посвященных флоре и растительности северной, северо-восточной и центральной Якутии, ее

структуре, продуктивности, классификации, вопросам охраны природы и рационального использования растительных ресурсов, редким и исчезающим видам флоры. Совместно с В. М. Михалевой ею описан новый эндемичный вид — горец амгинский *Polygonum amgense* V. Michaleva et V. Perfiljeva (-*Aconogonon amgense* (V. Michaleva et V. Perfiljeva) Tzvel.). Она активно участвовала в исследованиях по экологическому обоснованию заказников, памятников природы и первого в Якутии Усть-Ленского заповедника, впоследствии ставшего биосферным.

В. И. — один из основных авторов таких монографий, как «Определитель кормовых растений Якутии», «Определитель высших растений Якутии», «Луга Якутии», «Тебеневочные пастбища Северо-Востока Якутии», «Растительность и почвы субарктической тундры», «Растительный и животный мир дельты р. Лены», «Редкие и исчезающие растения Сибири», «Красная книга Якутской АССР. Растения», «Основные особенности растительного покрова Якутской АССР», «Растительный покров тундровой зоны Якутии» и др. Валентина Ивановна является одним из основных составителей геоботанической карты Якутии м. 1 : 5 000 000, опубликованной в «Атласе сельского хозяйства Якутской АССР», карты «Памятники природы Якутии».

Кроме научной деятельности В. И. ряд лет вела практикум в Якутском сельскохозяйственном институте по курсу лекций «Пастбища северного оленя и их рациональное использование». Как активный пропагандист охраны природы, она участвовала в работе Народного университета по охране природы. Как эрудированный и высококвалифицированный специалист, давала отзывы на авторефераты кандидатских диссертаций, научные отчеты, дипломные работы и т. д. Принимала участие в редактировании монографий, сборников и др.

В. И. активно участвовала в общественной жизни лаборатории и института. С 1971 г. она — секретарь геоботанического семинара, с 1988 г. — его руководитель, ею организован фитоценарий в лаборатории. В. И. была активным членом Якутского отделения ВБО со дня его организации в 1957 г., членом совета ЯО ВБО. Как честный, принципиальный и настойчивый человек, В. И. ряд лет избиралась в профком института, профоргом лаборатории, членом группы народного контроля института, товарищеского суда, комитета по трудовым спорам и др.

Среди коллег В. И. пользовалась заслуженным авторитетом. Внимательно относилась к молодежи, охотно оказывала консультации молодым специалистам и всем тем, кто обращался к ней за помощью.

Валентина Ивановна была очень скромным, добрым и отзывчивым человеком, энтузиастом своего дела, неутомимым полевиком, знатоком флоры и растительности Якутии.

В. И. Перфильева внесла большой вклад в изучение растительного покрова Якутии, которую очень любила и считала своей второй родиной.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. И. ПЕРФИЛЬЕВОЙ

**1961**. Краткий очерк растительности среднего течения р. Оленек // Материалы по растительности Якутии. Л.: Наука. С. 69—93.

**1967**. Новые находки во флоре Якутии // Бот. журн. Т. 52. № 4. С. 509—511. (Совместно с В. М. Михалевой).

**1968**. О новом виде рода *Polygonum* из Якутии // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. С. 99—103. (Совместно с В. М. Михалевой).

Определитель кормовых растений Якутии. М.; Л.: Наука. 103 с. (Совместно с В. М. Усановой).

**1971**. Луга долины р. Сартанг, их использование и улучшение // Охрана природы Якутии. Иркутск: Вост. Сиб. кн. изд-во. С. 51—57. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой).

**1972**. Динамика урожайности тебеневочных пастбищ бассейна р. Сартанг // Почвенные и ботанические исследования Якутии. Якутск: Кн. изд-во. С. 121—126. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой).

Классификация растительности среднего течения р. Лены // Там же. 87—100. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой и др.).

Кормовые растения тебеневочных пастбищ северо-восточной Якутии // Тр. ЯНИИСХ. Якутск: Кн. изд-во. Вып. 7. С. 143—148. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, А. А. Пермяковой).

К охране наледного комплекса растительности // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Кн. изд-во. С. 136—139.

Сохранить ковыльные степи Якутии // Там же. С. 116—122. (Совместно с В. П. Ивановой).

Травяные гари лиственничных лесов Верхоянья и их использование в коневодстве // Там же. С. 128—129. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой).

**1974**. Общие закономерности распространения лугов Якутии // Биологические проблемы Севера: VI симпоз. Вып. 3. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 74—78. (Совместно с В. М. Михалевой).

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука. 544 с. (Совместно с В. Н. Андреевым и др.).

Растительность и почвы приморских лугов Якутии // Биол. пробл. Севера: VI симпоз. Вып. 3. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 45—48. (Совместно с Л. В. Тетериной).

Тебеневочные пастбища Северо-Востока Якутии. Якутск: Кн. изд-во. 246 с. (В соавторстве).

**1975**. Арктическая тундра в устье р. Чукочьей // Ботанические исследования в Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 52—60. (Совместно с Ю. В. Рыковой).

Краткий очерк растительности восточного склона Орулганского хребта // Ботанические материалы по Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 21—37. (Совместно с Л. А. Добрецовой).

К характеристике притундровых северотаежных лесов Колымской низменности // Биологические ресурсы Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 30—32. (Совместно с Ю. В. Рыковой).

Луга Якутии. М.: Наука. 175 с. (В соавторстве).

Путеводитель ботанической экскурсии в северо-восточную Якутию: 12-й Междунар. бот. конгр. Л. 44 с. (Совместно с Б. А. Юрцевым, В. Н. Андреевым, З. П. Савкиной).

Фрагменты степной растительности на северо-востоке Якутии // Бюл. НТИ. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 14—15. (Совместно с В. Н. Андреевым).

**1976**. Типы тундр Якутии // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск: Кн. изд-во. С. 110—119. (Совместно с В. Н. Андреевым, С. Ф. Нахабцевой).

**1977**. Основные черты растительности горной части бассейна реки Яны // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 85—94.

**1979**. Влияние гусеничного транспорта на растительность субарктической тундры // Биологические проблемы Севера: 8-й симпоз. Апатиты. С. 22—24. (Совместно с В. Н. Андреевым).

Воздействие вездеходов на почвенно-растительный покров тундры // Охрана природы Якутии. Якутск: Кн. изд-во. С. 42—47. (Совместно с В. Н. Андреевым).

Редкие и исчезающие виды животных и растений Якутии // XIV Тихоокеан. науч. конгр. М. С. 88—89. (Совместно с Н. Г. Соломоновым, В. И. Перфильевым, В. М. Михалевой).

**1980**. Растительность Нижнеколымской тундры // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск: Наука. С. 5—43. (Совместно с В. Н. Андреевым).

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука. 223 с. (В соавторстве).

Флора окрестностей пос. Саскылах на реке Анабаре (северо-западная Якутия) // Бот. журн. Т. 65. № 11. С. 1560—1568. (Совместно с В. Н. Андреевым, С. Ф. Нахабцевой).

**1981**. Листостебельные мхи северо-востока Якутии (Верхоянский район) // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. С. 188—198. (Совместно с О. М. Афониной).

К флоре Кондаковского плоскогорья (северо-восточная Якутия) // Растительность Якутии и ее охрана. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 5—25. (Совместно с А. А. Егоровой, Н. А. Степановой).

Предложения по развитию особо охраняемых территорий в Якутской АССР // О возможных изменениях в окружающей среде Якутской АССР. Якутск: Кн. изд-во. С. 124—133. (Совместно с В. И. Перфильевым, В. М. Михалевой).

**1983**. Новые данные о флоре окрестностей поселка Саскылах (северо-западная Якутия) // Бюл. НТИ. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 3—4. (Совместно с А. А. Егоровой, Е. Р. Труфановой).

**1984**. К флоре лишайников северо-запада Якутии // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. Т. 21. С. 150—160. (Совместно с И. И. Макаровой).

Рациональное использование и охрана оленьих пастбищ северной Якутии (ДСП) // Проблема охраны природной среды северных районов Якутской АССР. Л.: Гидрометеоиздат. Вып. 1. С. 40—44. (Совместно с В. Н. Андреевым).

**1985**. Дополнение к лихенофлоре северо-запада Якутии // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. Т. 22. С. 180—184. (Совместно с И. И. Макаровой).

Растительность // Растительный и животный мир дельты реки Лены. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 49—78.

**1987**. Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск: Наука. 248 с. (В соавторстве).

Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск: ЯФ СО АН СССР. 156 с. (Совместно с В. Н. Андреевым, Т. Ф. Галактионовой, И. П. Щербаковым).

**1988**. К флоре лишайников Новосибирских островов // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. Т. 25. С. 127—134. (Совместно с И. И. Макаровой, Е. Г. Николиным).

Лишайники низовьев р. Лены // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. 8-го делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 162—163. (Совместно с И. И. Макаровой).

Памяти Владимира Николаевича Андреева // Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1495—1499. (Совместно с Г. В. Денисовым, Т. Ф. Галактионовой, А. А. Егоровой, Б. Н. Нориным, Б. А. Юрцевым).

**1989**. Карта «Растительность» м. 1 : 5 000 000 // Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. М.: ГУГК СССР. С. 40—42. (В соавторстве).

К флоре лишайников Усть-Ленского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М. С. 53—59. (Совместно с И. И. Макаровой).

Сенокосы и пастбища долины средней Лены // Естественные кормовые угодья. Новосибирск: Бюл. ВАСХНИЛ. С. 36—42. (Совместно с Т. Ф. Галактионовой, Л. Г. Михалевой).

**1991**. Растительный покров тундровой зоны Якутии. Якутск: ЯНЦ СО РАН. 192 с. (Совместно с Л. В. Тетериной, Н. С. Карповым).

**1992**. К флоре листостебельных мхов притундровых лесов междуречья Яны и Индигирки // Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск: ЯНЦ СО РАН. С. 43—46. (Совместно с Н. А. Степановой, Е. И. Ивановой).

**1994**. Vegetation mapping in Arctic Yakutia // Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop. St. Petersburg. P. 47. (Совместно с K. A. Volotovskyi).



Институт биологических
проблем криолитозоны СО РАН
Якутск

Получено 4 VI 1998

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

**Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmenden Gebirge Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaijan, Turkmenistan.** ***Chenopodiaceae*** Auctoribus I. C. Hedge. H. Akhani, H. Freitag, G. Kothe-Heinrich, D. Podlech, S. Rilke, P. Uotila / Chef-redacteur K. H. Rechinger. — Graz — Austria: Academische Druck.-u. Verlagsanstalt, 1997. Lfg. 172. 371 S. 212 T. (**Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер. 1997. Вып. 172. 371 с. 212 табл.**).

E. Ts. Gabrielian, Zh. A. Akopian. (*A review*). The flora of Iran. N 172. 1997

Вышел в свет очередной выпуск «Flora Iranica», посвященный сем. *Chenopodiaceae*. Авторами обработок являются I. C. Hedge (все роды подсем. *Cyclolobeae* [= *Chenopodioideae*], кроме *Chenopodium* и *Spinacia*, и роды подсем. *Spirolobeae* [= *Salsoloideae*], кроме *Suaeda, Salsola* и *Halothamnus*), H. Akhani и D. Podlech (*Sueda*), H. Freitag (*Salsola*, в соавторстве с S. Rilke), G. Kothe-Heinrich (*Halothamnus*), P. Uotila (*Chenopodium* и *Spinacia*).

Выпуск посвящен светлой памяти известного норвежского ботаника Pre Wendelbo (1927—1981), внесшего неоценимый вклад в ботаническую науку и собравшего огромные коллекции растений из различных труднодоступных регионов Ближнего Востока.

Сем. *Chenopodiaceae* широко распространено на территории, охватываемой «Flora Iranica», — там встречается более 1/3 от общего числа известных родов. Представители этого семейства играют доминирующую роль на значительных территориях в пустынях, полупустынях и засоленных болотах и имеют немаловажное хозяйственное значение.

Известно, что таксономически это весьма трудное семейство. М. М. Ильин (1936) пишет, что оно представляет значительные трудности в силу необычайного полиморфизма и сильной онтогенетической изменчивости его представителей. Тем бóльшим успехом авторов следует признать эту обработку, выполненную на основании обширных литературных и гербарных материалов, с учетом детальных наблюдений над живыми растениями для выявления уровня фенотипической пластичности и вариабельности признаков на протяжении их жизненного цикла.

Выпуск открывается общими замечаниями и анализом макро- и микроморфологических признаков семейства и подсемейств *Cyclolobeae* и *Spirolobeae*, а также характеристикой отдельных диагностических признаков, выполненными Hedge. Среди последних выделены: характер опушения (степень опушеиия варьирует в онтогенезе), листорасположение (очередное и супротивное), околоцветник, придатки на пыльниках, пестик (лопасти рыльца), единицы диссеминации («unit of dispersal»). Следует отметить, что термин «unit of dispersal» более достоверно передает морфологическое состояние диссеминул маревых, так как они варьируют от простого «мешочка» до комплекса, в формировании которого участвуют прицветные листья, прицветнички, видоизмененные листочки околоцветника, а зародыш нередко начинает свое развитие еще на материнском растении. Однако в ключах и диагнозах для упрощенного восприятия традиционно используется термин «плод» («fruit»).

Отмечается, что все характеристики необходимо использовать с осторожностью, учитывая, в какой фазе гербаризировано растение. Оптимальное время сбора маре-

вых — осень. Суккулентность большинства видов маревых затрудняет их успешную гербаризацию, а высокое содержание минеральных солей в растениях ограничивает время сохранности гербария в удовлетворительном состоянии. Все это вызывает затруднения при типификации и работе с типовыми экземплярами.

Далее кратко проанализированы некоторые эволюционные тенденции в семействе — явления редукции и слияния частей цветка, редукции листьев, пролонгации в развитии частей цветка в период плодоношения.

Первый ключ делит все виды на 6 искусственных групп (A—F), затем даны родовые ключи, а также ключи для подсемейств и триб (по: Ulbrich, 1934). Всего приводится 226 видов маревых из 44 родов.

Даются детальные описания родов и видов, сведения об их географическом распространении и экологии, синонимика, литература, а также список видов, ранее ошибочно приводимых для территории «Flora Iranica». Большинство видов иллюстрировано рисунками и черно-белыми фотографиями. Жаль, что отсутствуют цветные фотографии таких красочных в плодоношении видов, как представители *Seiditzia, Salsola, Noaea* и др.

Для рода *Atriplex* (обработал Hedge) приведен 21 вид. *Atriplex olivieri* Moq. рассматривается в качестве синонима *A. tatarica* L. Отмечается, что *A. tatarica* L. — весьма изменчивый вид, который является центром комплекса, включающего в себя до 10—14 видов; для более четкой классификации внутри этого комплекса требуются детальные экспериментальные и полевые наблюдения.

*A. patens* (Litw.) Iljin рассматривается как синоним *A. laevis* Ledeb., причем последний ранее не приводился для территории «Flora Iranica». Отмечается, что нахождение «A. hastata» L. и *A. rosea* L., являющихся преимущественно европейскими видами, на территории «Flora Iranica» сомнительно.

*Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *C. turkestanicus* Sav.-Rycz. ex Iljin и *C. arenarius* subsp. *utriculosus* (Bluk.) Takht. рассматриваются в качестве одного вида — *C. arenarius* L.

*Camphorosma monspeliaca* subsp. *lessingii* (Litw.) Aellen (= *C. lessingii* Litw.) рассматривается в качестве синонима *C. monspeliaca* L. Хотя следует отметить, что на материале из Южного Закавказья прослеживается большое количество экземпляров с рыхлыми подушками и приподнимающимися длинными прутьевидными побегами с шиловидными листьями, тяготеющими к *Camphorosma monspeliaca* subsp. *lessingii*.

Для полиморфного рода *Chenopodium* (обработал Uotila) приведено 23 вида. В связи со сложностью определения по дихотомическому ключу с многократно повторяющимися признаками Uotila составил сводное руководство к видам, что значительно облегчает их определение. Для широко распространенного вида *C. foliosum* Aschers. выделены 2 подвида: subsp. *foliosum* и subsp. *montanum* Uotila. *Monolepis litwinowii* рассматривается в качестве *Chenopodium litwinowii* (Pulsen) Uotila, a subsp. *novopokrovskyanum* Aellen возведен в ранг вида. В космополитном виде *C. album* L., характеризующемся чрезвычайной изменчивостью, выделены subsp. *iranicum* Aellen (ясно отличающаяся раса), а более гетерогенный материал включен в subsp. *album*.

Для чрезвычайно трудного рода *Sueda* (обработали Akhani и Podlech) приведено 16 видов. Это *S. aegyptiaca, S. altissima, S. arcuata, S. dendroides, S. linifolia, S. microphylla, S. monoica, S. paradoxa* и *S. physophora*; остальные виды разделены на 3 группы: «группа fruticosa» (в нее вошли *S. fruticosa* и *S. baluchestanica*), «группа acuminata» (*S. acuminata* и *S. microsperma*), «группа maritima» (*S. maritima, S. saka* и *S. olufsenii*). Описан новый вид *S. baluchestanica* Akhani et Podlech, близкий к S. fruticosa.

Для рода *Salsola* (обработали Freitag и Rilke) приведено 48 видов, включенных в 8 секций, которые в большинстве своем представляют естественные группы. С небольшими отклонениями секционные деления основываются на обработках М. М. Ильина (1936) и ревизиях В. П. Бочанцева (1969а, б, 1974, 1975 и др.). Новая обработка имеет большое значение для понимания объема видов *Salsola* сопредель-

ных районов, в частности Южного Закавказья. Так, *S. camphorosma* Iljin рассматривается в качестве синонима к *S. vermiculata* L., а *S. cana* C. Koch и *S. futilis* Iljin — в качестве синонимов к *S. aucheri* (Moq.) Bunge.

Детальные описания *S. dendroides* Pall. и *S. ericoides* Bieb. (секция *Caroxylon*) облегчают их определение. Вместо *S. nodulosa* (Moq.) Iljin приводится *S. verrucosa* Bieb., а *S. crassa* с 2 подвидами subsp. *crassa* и subsp. *turcomanica* (Litw.) Freitag рассматривается в составе секции *Physurus*.

В пределах вида *S. kali* L. (секция *Salsola*) выделены 2 подвида — subsp. *tragus* (L.) Nyman и subsp. *iberica* (Sennen et Pau) Rilke. Виды *S. pestifer* A. Nelson и *S. ruthenica* Iljin переведены в синонимы к *S. kali* subsp. *iberica*. Кроме этого, описаны новые виды — *S. makranica* Freitag, близкий к *S. kerneri* (Woh.) Botsch. и *S. maimanica* Freitag.

Для рода *Halothamnus* (обработал G. Kothe-Heinrich) приведено 15 видов. В пределах *H. glaucus* (Bieb.) Botsch. выделены 2 подвида: subsp. *glaucus* (= *Salsola glauca* Bieb.) и subsp. *hispidulus* (Bunge) Kothe-Heinr. Выделение этих подвидов, основывающееся на особенностях ветвления полукустарника и размерах пыльников, по-видимому, требует привлечения дополнительных разграничивающих признаков.

Приняты 2 подвида для *Haloxylon griffithii* (Moq.) Boiss. — subsp. *griffithii* и subsp. *wakhanicum* (Paulsen) Hedge, а также новая комбинация *Halimocnemis occulta* (Bunge) Hedge (= *Halotis occulta* Bunge).

Выход в свет этого очень важного выпуска приближает нас к завершению монументальной сводки, предпринятой патриархом ботаники K. H. Rechinger. Остаются неизданными только *Pteridophyta, Rubiaceae, Cyperaceae* и *Astragalus*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бочанцев В. П.* Род *Salsola*, краткая история его развития и расселения // Бот. журн. 1969а Т. 54. № 7. С. 989—1001.

*Бочанцев В. П. Malpigipila* Botsch. — новая секция рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. 1969б. Т. 66. С. 45—52.

*Бочанцев В. П.* Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. 1974. Т. 11. С. 110—171.

*Бочанцев В. П.* Виды подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 160—194.

*Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 2—354.

*Ulbrich E. Chenopodiaceae* // Engl. u. Prantl. Die Natürl. Pflanzenfam. Leipzig, 1934. 2 Aufl. 16.

© *Э. Ц. Габриэлян, Ж. А. Акопян*

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 27 II 1998

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
# INDEX OF NEW PLANT NAMES

## СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES (*PTERIDOPHYTA* ET *SPERMATOPHYTA*)

## CONTENTS

(Botanical Journal. 1998. Vol. 83. N 10) Page

# СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 10) Стр.

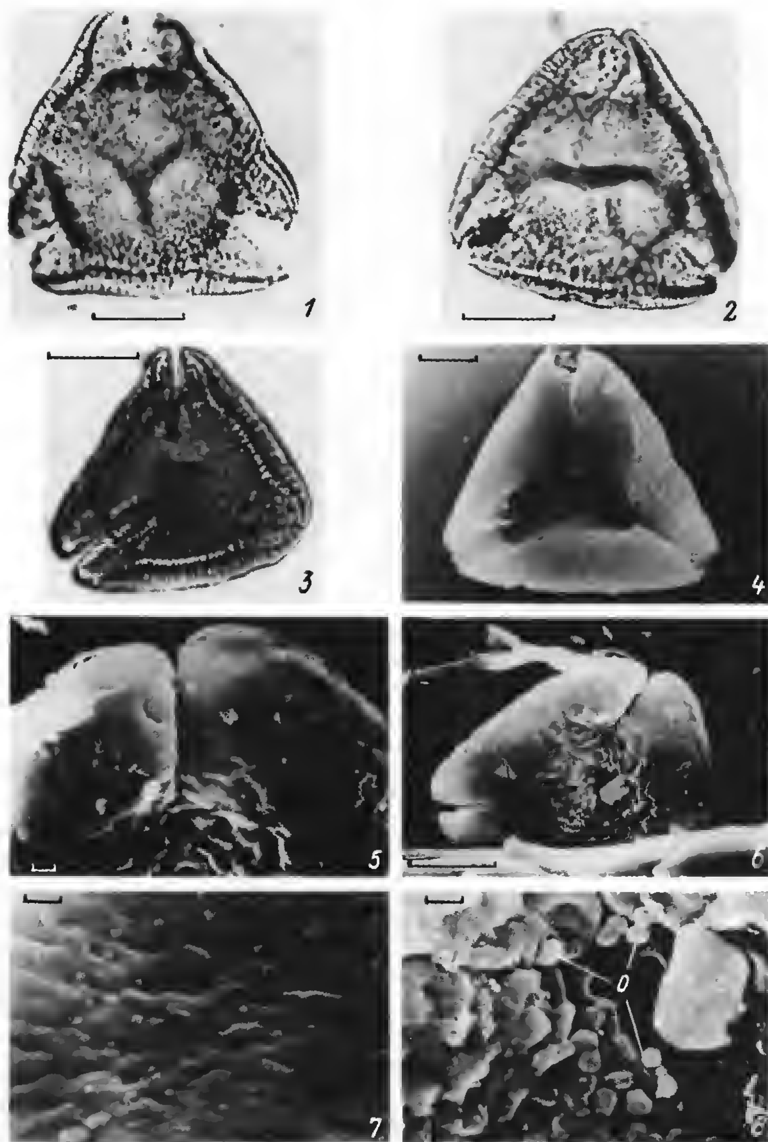



Таблица I. Пыльцевые зерна *Borealipollis bratzeviae* в СМ (*1—3*) и СЭМ (*4—8*).

*1—4*, *6* — общий вид; *5* — поверхность в экваториальной области близ борозды; *7* — скульптура экзины в полярной области; *8* — тетрадный рубец и орбикулы по его краю. *о* — орбикулы. Масштабная линейка: *1—3* — 15 мкм; *4*, *6* — 10 мкм; *5*, *7*, *8* — 1 мкм.

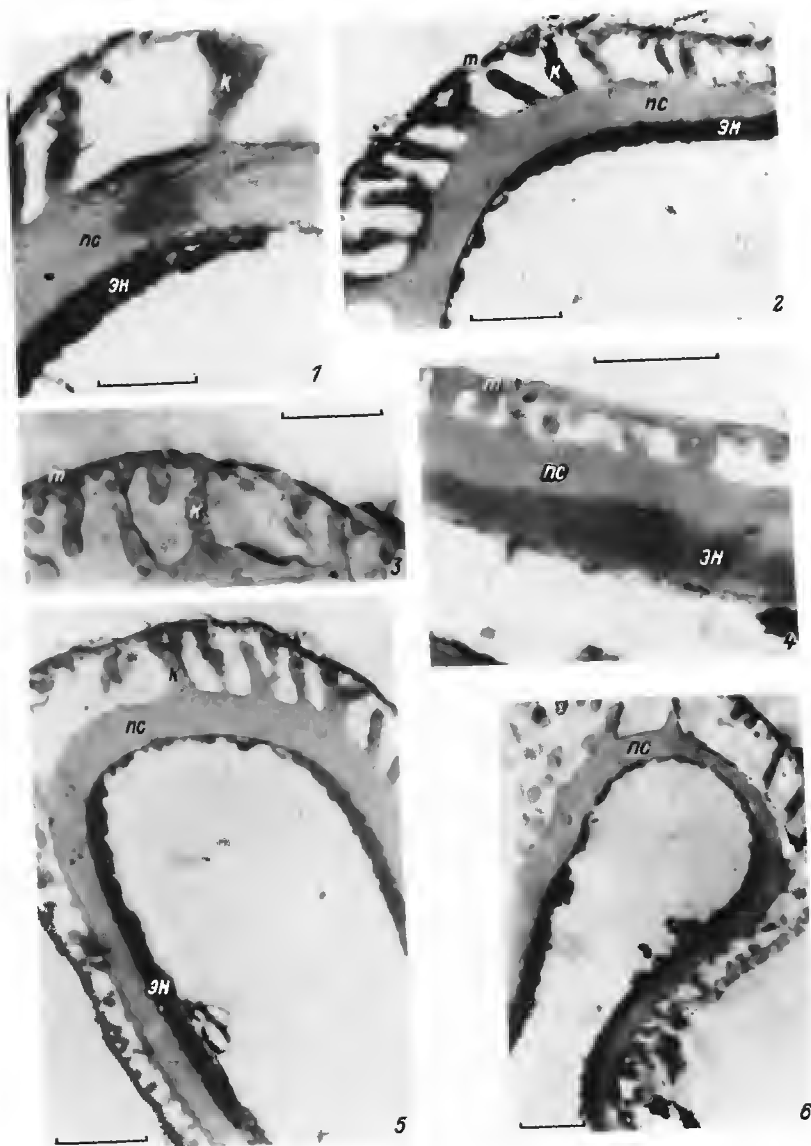



Таблица II. Ультраструктура пыльцевых зерен *Borealipollis bratzeviae* в ТЭМ.

*1—3, 5, 6* — строение экзины в межапертурной области; *4* — строение экзины при приближении к апертуре. *к* — колумелла, *пс* — подстилающий слой, *т* — тектум, *эн* — эндэкзина. Масштабная линейка: *1—3, 5, 6* — 2 мкм; *4* — 3 мкм.

К с. 29

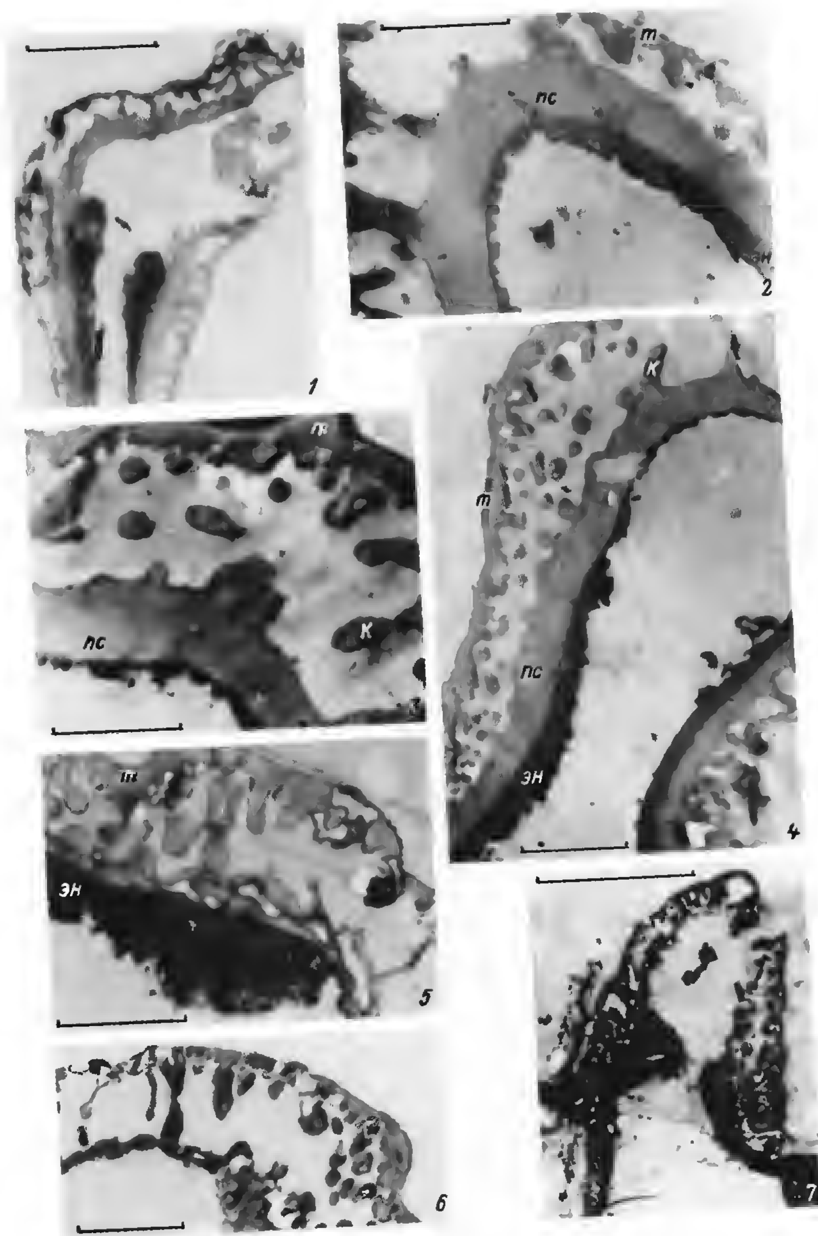



Таблица III. Ультраструктура пыльцевых зерен *Borealipollis bratzeviae* в ТЭМ.

*1, 5, 7* — строение экзины в апертурном районе, видна сильно утолщенная эндэкзина, ограничивающая снизу камеру или вестибулум; *2—4, 6* — строение экзины в межапертурной области. Обозначения те же, что и на табл. II. Масштабная линейка: *1* — 5 мкм; *2—4* — 2 мкм; *5, 6* — 3 мкм; *7* — 10 мкм.

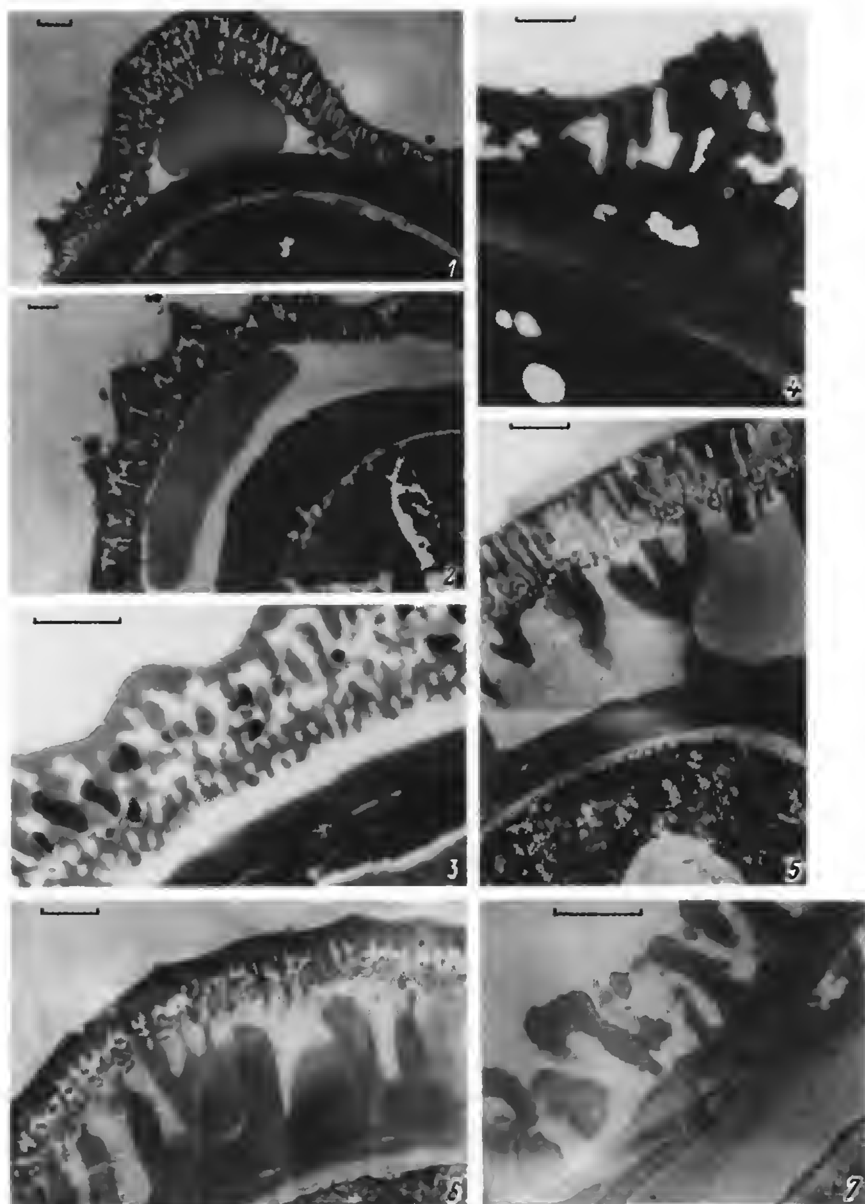



Таблица. Строение оболочки пыльцевых зерен (ТЭМ).

1 — *Centaurea orientalis*, 2 — *C. pseudophrygia*, 3 — *C. jacea*; 4, 7 — *C. ruthenica* (под шипом и между шипами); 5 — *C. cyanus*; 6 — *C. sibirica*. Масштабная линейка — 1 мкм.

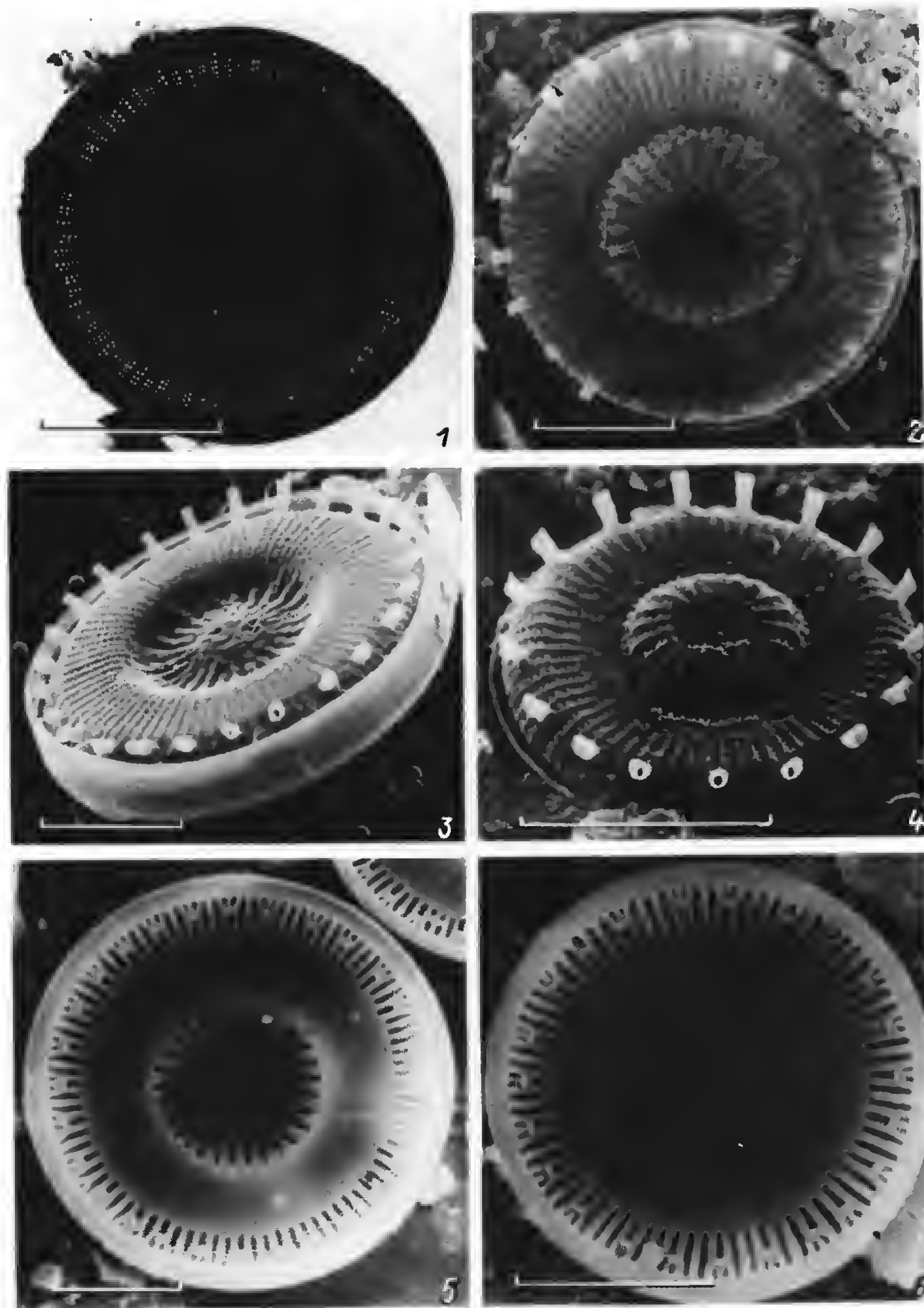



Таблица I. *Cyclotella asterocostata.*

*1* — створка; *2—4* — внешняя поверхность створок с разным рельефом; *5, 6* — внутренняя поверхность створок. *1* — ТЭМ, *2—6* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—6* — 10 мкм.

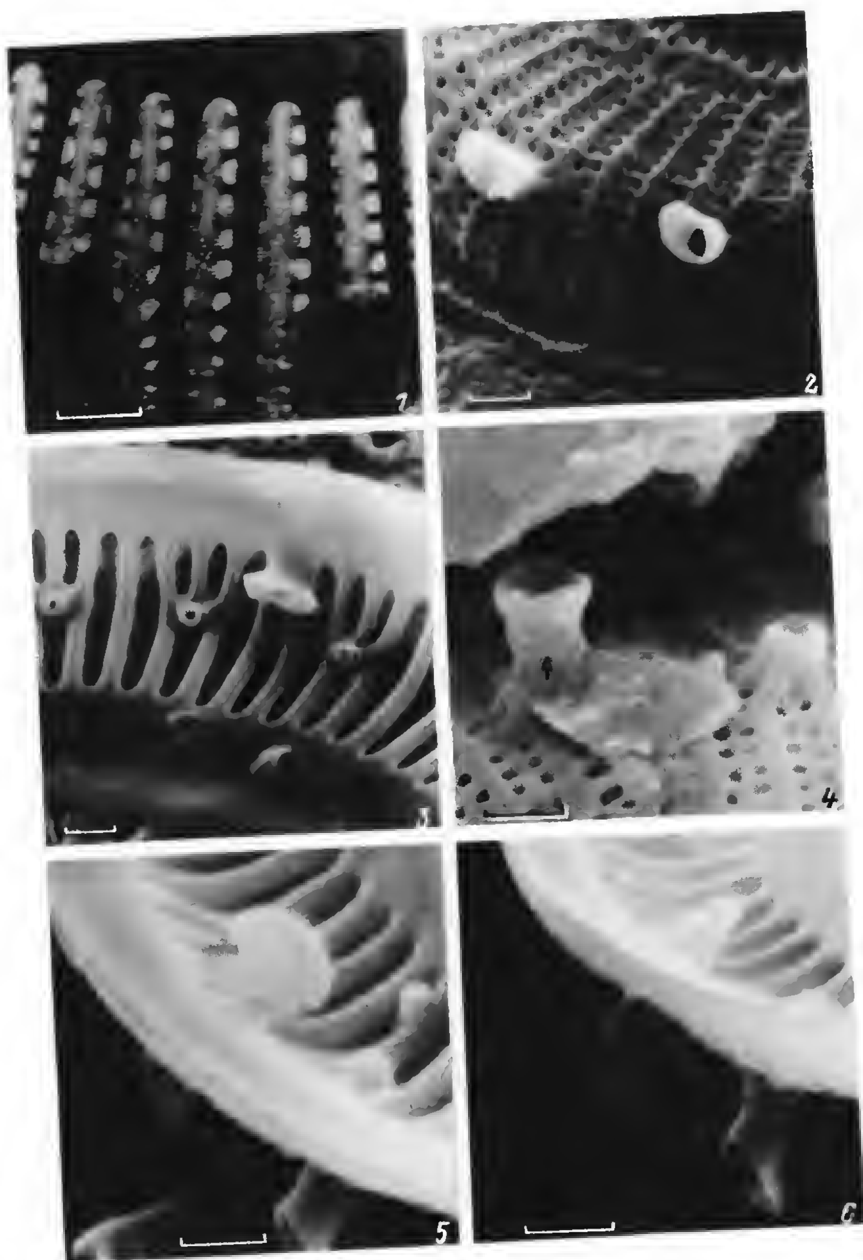



**Таблица II.** *Cyclotella asterocostata.*

*1* — строение альвеол; *2* — внешняя поверхность краевых выростов с опорами и альвеолы; *3* — внутренняя часть краевых выростов с опорами и двугубого выроста; *4* — наружная трубка двугубого выроста (стрелка) и выроста с опорами; *5*, *6* — внутренняя и наружная части двугубого выроста и выроста с опорами. *1* — ТЭМ, *2—6* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

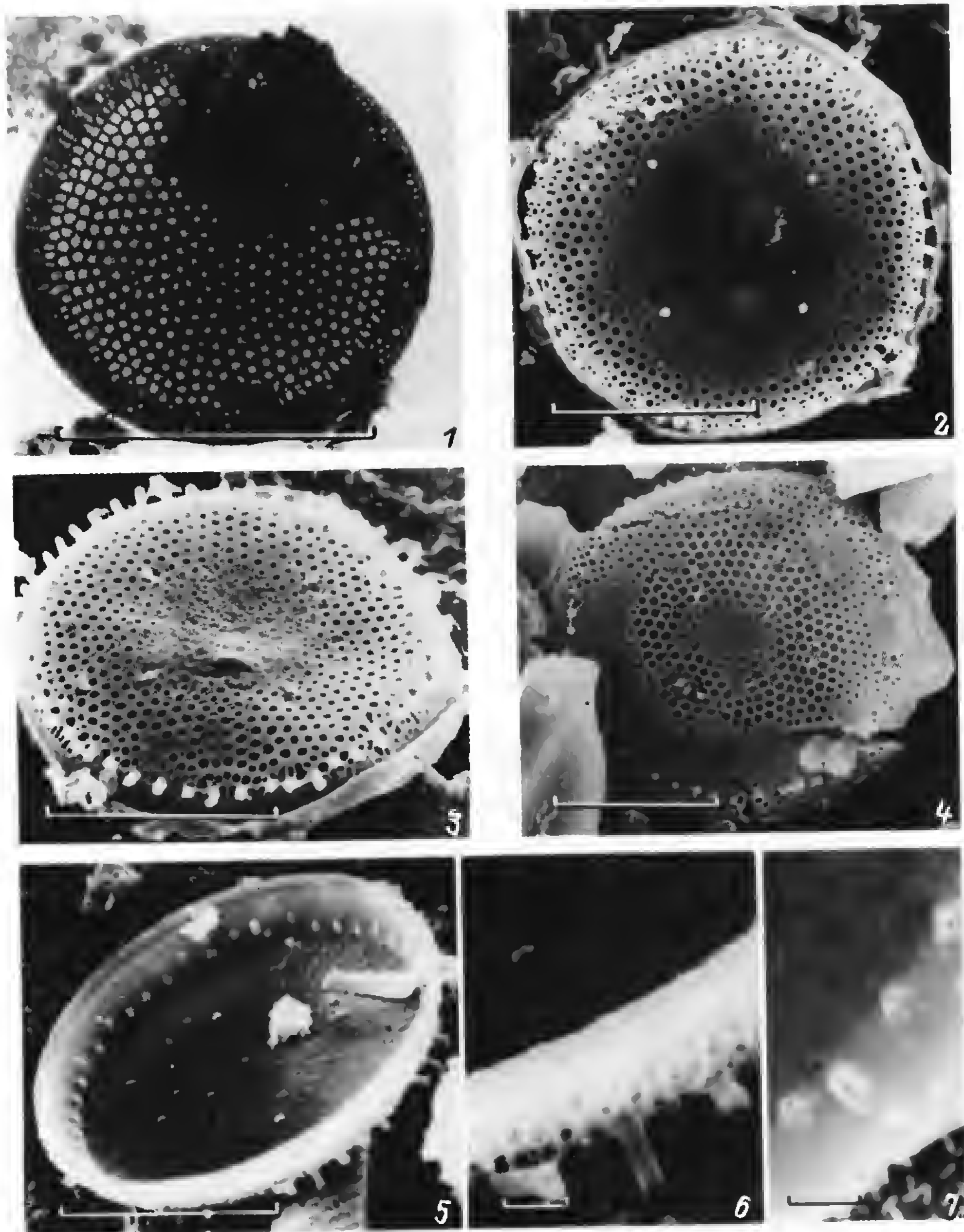
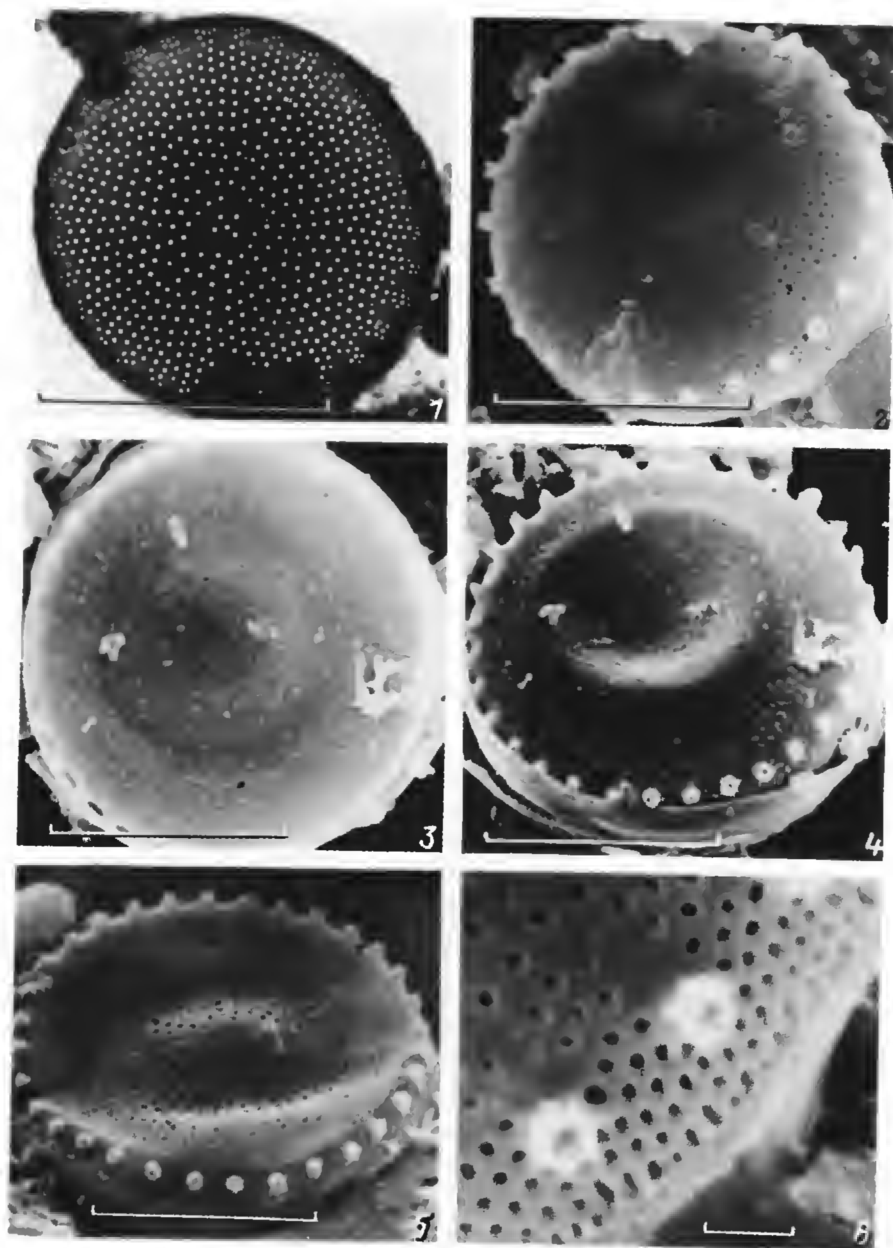



Таблица III. *Thalassiosira* cf. *haslea*.

*1* — расположение ареол на створке; *2, 3* — внешняя поверхность одной и той же створки под разными углами, с 4-угольным расположением створчатых выростов с опорами и кольцом краевых выростов; *4* — створка с треугольным расположением створчатых выростов с опорами; *5* — внутренняя поверхность створки; *6* — внутренняя часть створчатого и внешняя часть краевых выростов с опорами; *7* — внутренняя часть краевых и двугубого выростов. *1* — ТЭМ, 2—*7* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—5* — 10 мкм; *6, 7* — 1 мкм.



Таблнца IV. *Cyclotubicoalitus undatus.*

*1* — расположение ареол и краевых выростов с опорами иа створке; *2—5* — вариации рельефа створки, расположение краевых выростов с опорамн (*3, 4* — одиа и та же створка под разиыми угламн); *6* — часть края створки с двумя замкнутыми выростами и примыкающими к ним выростами с опорамн. *1, 6* — ТЭМ; 2—5 — СЭМ. Масштабиая лннейка: *1—5* — 10 мкм, *6* — 1 мкм.